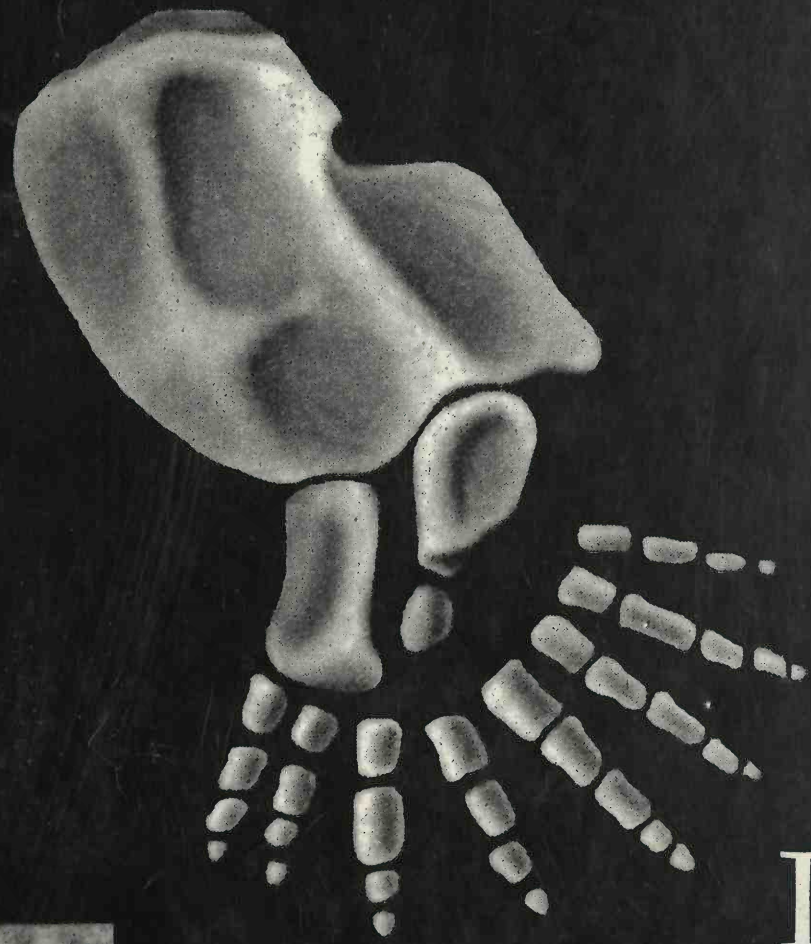
ION COJOCARU

PALEOBIOLOGIE



III

111.270.650

EDITURA UNIVERSITĂȚII „ALEXANDRU IOAN CUZA“ IAȘI

BIBL. CENTR. UNIV.
„M. EMINESCU" IAŞI
III 270.650

BCU IASI/CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

ION COJOCARU

PALEOBIOLOGIE
III

BCU IASI/CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Referenţi ştiinţifici:

Prof.dr. Sergiu HAIMOVICI
Universitatea „Alexandru Ioan Cuza" Iaşi, Facultatea de Biologie,
Laboratorul de Anatomie Comparată a Vertebratelor

Prof.dr. Ion IORDACHE
Universitatea „Alexandru Ioan Cuza" Iaşi, Facultatea de Biologie,
Laboratorul de Zoologia Vertebratelor

Redactor: DANA LUNGU

ISBN 973 – 8243 – 56 – 4
973 – 703 – 006 – 0

© Editura Universităţii "Alexandru Ioan Cuza", 2004
6600 – Iaşi, str. Păcurari nr. 9, tel./fax: (0232) 314947

BCU IASI CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

ION COJOCARU

295062

PALEOBIOLOGIE

ELEMENTE DE PALEOBIOLOGIE ANIMALĂ

VOLUMUL III

107 180

CHORDATA

ALE

367027
B.C.U. IAŞI

EDITURA UNIVERSITĂŢII „ALEXANDRU IOAN CUZA"
IAŞI – 2004

BCU IAŞI/CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Descrierea CIP a Bibliotecii Naționale a României
COJOCARU, ION
Paleobiologie / Ion Cojocaru - Iași : Editura Universității „Al. I. Cuza", 2002
4 vol.
ISBN 973-8243-56-4
Vol. 3: Chordata: elemente de paleobiologie animală– 2004. - Bibliogr. - Index – ISBN 973 – 703 – 006 – 0 Index. – ISBN 973 – 8243–88–2

56:57

04 IUN. 2004

BCU IASI - CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

CUPRINS

CHORDATA 9
Încrengătura UROCHORDATA 10
Încrengătura CEPHALOCHORDATA 11
Încrengătura VERTEBRATA 11
Originea vertebratelor 29
Subîncrengătura AGNATHA 35
Clasa OSTRACODERMATA 36
Subclasa Pteraspidomorpha (Diplorhini) 36
Ordinul Heterostraci 36
Ordinul Thelodonti (Coelolepida) 39
Subclasa Cephalaspidomorpha (Monorhini) 40
Ordinul Osteostraci 40
Ordinul Galeaspida 41
Ordinul Anaspida 43
Subclasa Conodonta 44
Clasa CYCLOSTOMATA 45
Ordinul Myxiniformes 46
Ordinul Petromyzontiformes 46
Filogenia agnatelor 47
Subîncrengătura GNATHOSTOMATA 49
Supraclasa PISCES 50
Clasa PLACODERMI 50
Ordinul Arthrodiri 52
Ordinul Antiarchi 54
Clasa CHONDRICHTHYES 55
Subclasa Elasmobranchii 58
Protoselachii 58
Ordinul Cladoselachii 58
Ordinul Simmoriida 59
Ordinul Eugeneodontida 60
Supraordinul Euselachii 60
Ordinul Xenacanthida 61
Ordinul Ctenacanthida 62
Ordinul Galeomorpha 64
Ordinul Squalomorpha 64
Ordinul Bathoidea 65
Subclasa Holocephali 66
Clasa ACANTHODII 68
Clasa OSTEICHTHYES 70
Subclasa Actinopterygii 75
Infraclasa Chondrostei 77
Ordinul Palaeonisciformes 77
Ordinul Polypteriformes 79
Ordinul Acipenseriformes 80
Infraclasa Neopterygii 81
Supraordinul Holostei 83

BCU Cluj / UNIVERSITY LIBRARY

Supraordinul Teleostei 85
Subclasa Sarcopterygii 93
Infraclasa Crossopterygii 94
Supraordinul Rhipidistia 97
Ordinul Osteolepiformes 98
Ordinul Porolepiformes 99
Supraordinul Actinistia (Coelacanthini) 99
Infraclasa Dipnoi 101
Filogenia sarcopterygienilor 104
Filogenia peştilor 106
Supraclasa TETRAPODA 106
Originea tetrapodelor 106
Clasa AMPHIBIA 115
Subclasa Labyrinthodontia 118
Ordinul Ichthyostegalia 120
Ordinul Temnospondyli 122
Ordinul Anthracosauria 125
Subclasa Lepospondyli 129
Ordinul Aïstopoda 129
Ordinul Nectridea 129
Ordinul Microsauria 130
Subclasa Lissamphibia 130
Ordinul Urodela (Caudata) 132
Ordinul Anura (Salientia) 132
Ordinul Gymnophiona (Apoda) 133
Filogenia amfibienilor 133
Clasa REPTILIA 136
Originea tetrapodelor amniote 138
Caracterele generale ale reptilelor 143
Subclasa Anapsida 148
Ordinul Captorhinida 148
Ordinul Chelonia 150
Ordinul Mesosauria 153
Subclasa Diapsida 154
Diapside primitive 154
Infraclasa Archosauromorpha 157
Ordinul Protorosauria 158
Ordinul Rhynchosauria 160
Ordinul Trilophosauria 160
Diviziunea Archosauria 162
Ordinul Thecodontia 162
Ordinul Crocodylia 166
Ordinul Pterosauria 173
Supraordinul Dinosauria 179
Ordinul Saurischia 182
Ordinul Ornithischia 191
Biologia şi extincţia dinosaurilor 204
Infraclasa Lepidosauromorpha 228
Ordinul Eosuchia 229

Supraordinul Lepidosauria 230
Ordinul Sphenodontia 230
Ordinul Squamata 231
Diviziunea Euryapsida 235
Ordinul Placodontia 236
Supraordinul Sauropterygia 239
Ordinul Nothosauria 240
Ordinul Plesiosauria 241
Diviziunea Ichthyopterygia 243
Ordinul Ichthyosauria 244
Subclasa Synapsida 249
Ordinul Pelycosauria 250
Ordinul Therapsida 253
Filogenia şi evoluţia reptilelor 264
Paleoecologia reptilelor 265
Clasa AVES 266
Subclasa Archaeornithes 273
Penele şi originea zborului 276
Subclasa Metornithes 280
Familia Alvarezsauridae 280
Familia Confuciusornithidae 280
Familia Ambiortidae 282
Diviziunea Ornithothoraces 282
Familia Iberomesornithidae 282
Ordinul Enantiornithiformes 282
Ordinul Hesperornithiformes 283
Ordinul Ichthyornithiformes 284
Diviziunea Neornithes 286
Supraordinul Paleognatha 286
Supraordinul Neognatha 289
Clasa MAMMALIA 291
Subclasa Eotheria 305
Ordinul Triconodonta 305
Ordinul Docodonta 307
Subclasa Prototheria 307
Ordinul Monotremata 307
Subclasa Allotheria 308
Ordinul Multituberculata 308
Subclasa Theria 310
Infraclasa Trituberculata 310
Ordinul Symmetrodonta 311
Ordinul Pantotheria 312
Therieni de nivel metatherian-eutherian 313
Infraclasa Metatheria 314
Ordinul Marsupialia 316
Infraclasa Eutheria 320
Ordinul Edentata 323
Ordinul Pholidota 326
Ordinul Leptictida 326

Ordinul Insectivora 327
Ordinul Anagalida 327
Ordinul Lagomorpha 328
Ordinul Rodentia 329
Ordinul Macroscelidea 331
Ordinul Scandentia 331
Ordinul Primates 332
Ordinul Dermoptera 357
Ordinul Chiroptera 358
Ordinul Apatotheria 359
Ordinul Pantolesta 359
Ordinul Taeniodonta 360
Ordinul Creodonta 361
Ordinul Fissipedia 363
Ordinul Pinnipedia 366
Ordinul Condylarthra 367
Ordinul Notoungulata 370
Ordinul Litopterna 372
Ordinul Xenungulata 375
Ordinul Pyrotheria 375
Ordinul Astrapotheria 376
Ordinul Tillodonta 377
Ordinul Pantodonta 377
Ordinul Dinocerata 379
Ordinul Artiodactyla 381
Ordinul Mesonychia 405
Ordinul Cetacea 407
Ordinul Tubulidentata 412
Ordinul Perissodactyla 416
Ordinul Embrithopoda 437
Ordinul Hyracoidea 438
Ordinul Sirenia 438
Ordinul Desmostylia 440
Ordinul Proboscidea 441
Filogenia mamiferelor 460
Bibliografie selectivă 461
I n d e x de denumiri taxonomice 464

BCU IASI/CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

CHORDATA

Cordatele sunt celomate deuterostomiene, cu simetrie bilaterală şi organizare anatomică superioară în cadrul regnului animal. Ele sunt foarte variate din punct de vedere morfologic şi se deosebesc de animalele din restul încrengăturilor prin următoarele trăsături fundamentale (Fig. 1):

- *faringotremia* – prezenţa în peretele faringelui a unor perforaţii cu rol în respiraţie;

- prezenţa unui *schelet intern dorsal – notocordul –*, reprezentat sub forma unei baghete elastice de origine endo-mezodermică dispusă sagital, în lungul corpului, deasupra tubului digestiv; la formele evoluate notocordul este înlocuit prin coloana vertebrală;

- *epineuria* – poziţia dorsală a tubului neural, factor care a favorizat cefalizarea;

- *o coadă musculară postanală.*

În fauna actuală există aproximativ 39000 de specii de cordate, dintre care 37790 aparţin vertebratelor (R. D. Barnes, 1980).

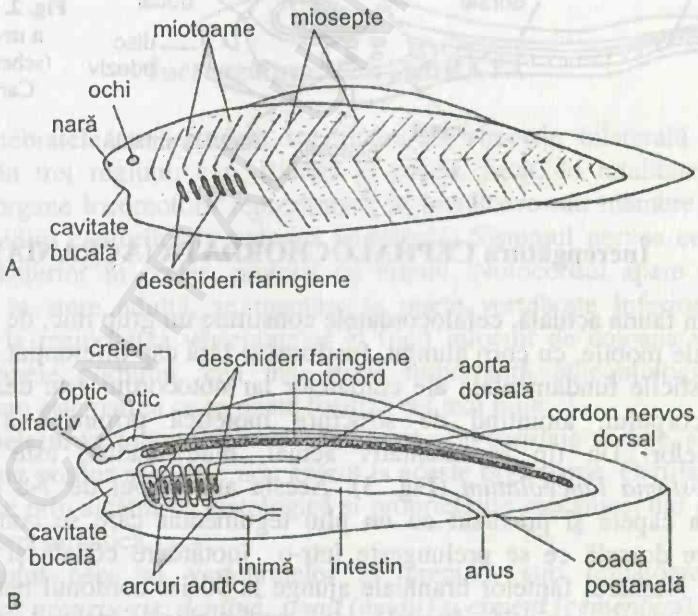


Fig. 1. Structura schematică a unui vertebrat ancestral. A – vedere laterală; B – secţiune sagitală (bazat pe R. Carroll, 1989).

Clasificare. Cordatele sunt clasificate în trei încrengături: Urochordata, Cephalochordata şi Vertebrata. Dintre acestea, vertebratele sunt cele mai numeroase şi au cea mai mare importanţă evolutivă şi paleontologică.

Încrengătura UROCHORDATA

Urocordatele sunt cordate primitive cu notocordul situat în regiunea codală la larvă, rareori menţinându-se în stare adultă (la Appendiculariae). Formele actuale sunt organisme solitare sau coloniale, care duc viaţă marină, fixate sau libere. Urocordatele fixate în stadiul adult au corpul saciform, protejat de o tunică de natură apropiată cu cea a celulozei. Larvele lor sunt însă mobile, cu aspect pisciform, fapt care prezintă importanţă ştiinţifică pentru explicarea originii vertebratelor (Fig. 2). În fauna actuală se cunosc circa 1300 de specii.

Resturi fosile ale tunicii urocordatelor se cunosc din Silurian, dar vechimea acestui grup este mult mai mare.

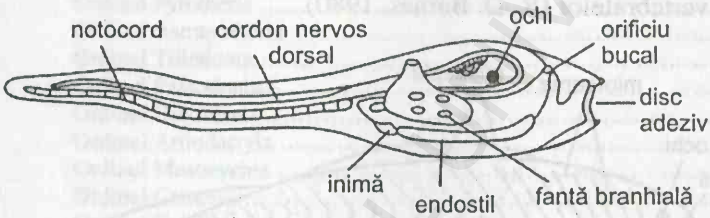


Fig. 2. Larva mobilă a urocordatelor (schemă) (după R. Carroll, 1988).

Încrengătura CEPHALOCHORDATA (ACRANIA)

În fauna actuală, cefalocordatele constituie un grup mic, de 25 de specii, de animale mobile, cu corp alungit, fusiform şi fără cap diferenţiat. Ele prezintă caracteristicile fundamentale ale cordatelor iar notocordul este dezvoltat în tot lungul corpului, amintind de structura ipotetică primitivă a strămoşilor vertebratelor. Un tip reprezentativ actual, bine studiat, este amfioxul – *Branchiostoma lanceolatum* (Fig. 3). Acesta are corpul de 7-8 cm lungime, ascuţit la capete şi prevăzut cu un pliu tegumentar care se constituie într-o înotătoare dorsală ce se prelungeşte într-o înotătoare codală şi o înotătoare ventrală. Numărul fantelor branhiale ajunge la 90 iar cordonul neural se dilată anterior într-o veziculă frontală ce prefigurează creierul vertebratelor. Notocordul este înconjurat de un manşon de ţesut conjunctiv de natură mezodermică, format din teaca notocordală şi teaca scheletogenă.

Cefalocordatele trăiesc îngropate în nisipul din zonele marine litorale, având un regim microfag.

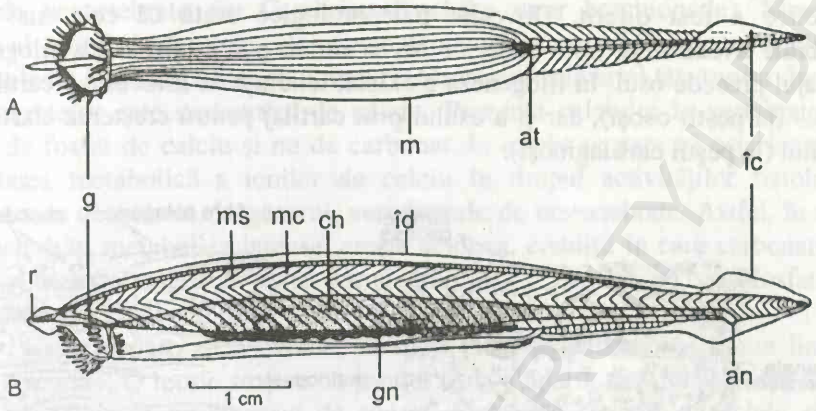


Fig. 3. *Branchiostoma lanceolatum*. A – vedere ventrală; B – vedere laterală; an – anus; at – atriopor; ch – cec hepatic; g – gura; gn – gonade; îc – înotătoare codală; îd – înotătoare dorsală; m – metapleure; mc – miomere; ms – miosepte; r – rostrum (după Z. Feider şi colab., 1967).

Încrengătura VERTEBRATA

Vertebratele sunt cordate superioare cu simetrie bilaterală şi corpul diferenţiat în trei regiuni: cap, trunchi şi coadă. Sunt, în totalitate, animale mobile cu organe locomotorii reprezentate de înotătoare sau membre articulate prin intermediul centurilor la coloana vertebrală. Sistemul nervos central este diferenţiat anterior în creier, protejat de craniu. Notocordul apare în stadiul embrionar; în stare adultă, se menţine la unele vertebrate inferioare (peşti, amfibieni), la majoritatea vertebratelor el fiind înlocuit de coloana vertebrală. Dintre organele corpului, cea mai mare importanţă paleontologică o are scheletul, care este partea ce se poate fosiliza cel mai bine.

Scheletul vertebratelor este reprezentat prin cartilaje şi oase, acestea din urmă fiind un produs scheletic nou apărut la aceste organisme. Cartilajul şi osul se deosebesc prin alcătuirea histologică şi proprietăţile mecanice, dar au aceeaşi origine mezenchimatică.

Ţesutul osos al vertebratelor se prezintă sub următoarele forme principale: *os propriu-zis, dentină, smalţ (email)* şi *ciment (cementum).*

Componentele principale ale *ţesutului osos* sunt reprezentate de osteocite (celule osoase), fibre conjunctive şi matricea intercelulară impregnată

cu substanţe minerale dintre care cel mai important este fosfatul de calciu. Spre deosebire de cartilaj, osul prezintă o vascularizaţie proprie (Fig. 4). Cartilajul şi osul au apărut, probabil, concomitent iar rolul lor în formarea elementelor scheletice a fost diferit. Dovezile paleontologice arată că cele mai vechi vertebrate aveau deja ţesut osos; de aceea nu se poate afirma că, filogenetic, cartilajul precede osul. În filogeneză a existat tendinţa de înlocuire a cartilajului prin os (la peştii osoşi), dar şi a osului prin cartilaj pentru creşterea elasticităţii corpului (la peştii cartilaginoşi).

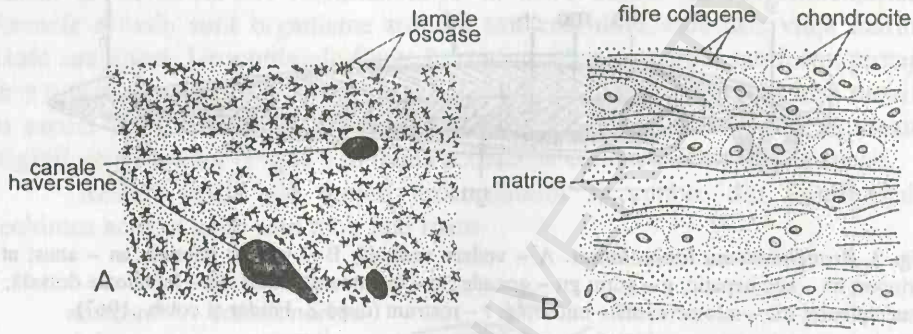


Fig. 4. Microstructura ţesutului osos haversian (A) şi a ţesutului cartilaginos (B) (după Olson, 1971 din E. Hanganu şi colab., 1983).

Cele mai vechi vertebrate aveau endoscheletul cartilaginos. Ulterior, ţesutul osos se va generaliza în structura endoscheletului la aproape toate vertebratele (cartilajul rămâne la ciclostomi, rechini şi unii peşti osoşi primitivi). Ţesutul cartilaginos s-a păstrat în stare fosilă prin mineralizare (calcifiere).

Dentina este un ţesut dur care alcătuieşte masa principală a unui dinte. Dentina diferă structural de osul propriu-zis; spre deosebire de os, corpii celulari care elaborează matricea rămân în afara acesteia şi numai prelungirile celulare pătrund în ea. De asemenea, în dentină, conţinutul matricei în fosfat de calciu este mai ridicat decât în ţesutul osos propriu-zis.

Smalţul este acelular, nu conţine fibre de colagen şi are o concentraţie de săruri minereale mult mai ridicată decât în os sau dentină. Smalţul are o mare rezistenţă la eroziune, dată de structura lui cristalină, şi se păstrează cel mai bine dintre toate ţesuturile animale dure.

Cimentul are o compoziţie asemănătoare cu cea a osului. El apare mai târziu pe scara evoluţiei decât dentina şi smalţul. Cimentul înconjoară baza coroanei dentare şi ajută la fixarea dintelui în alveolă. Cimentul se întâlneşte mai ales la dinţii mamiferelor erbivore unde se poate dezvolta pe toată coroana şi între încreţiturile de smalţ, fiind rezistent la abraziune.

Originea țesutului scheletic. Prin compoziția sa chimică, osul nu reprezintă un țesut complet nou, specific vertebratelor, deoarece un schelet constituit din *fosfat de calciu* – componentul principal al osului – se întâlnește și la unele nevertebrate din Cambrian (cochilia unor brachiopode). Mineralul primar al osului, fosfatul de calciu, este depus inițial amorf (osul nou) și ulterior în cristale de hidroxiapatită (osul matur). Mineralul primar al țesuturilor dure ale nevertebratelor este carbonatul de calciu. Prezența calciului la vertebrate sub formă de fosfat de calciu și nu de carbonat de calciu se pare că este legată de stabilitatea metabolică a ionilor de calciu în timpul activităților fiziologice intense care deosebesc, în general, vertebratele de nevertebrate. Astfel, în urma unor activități metabolice intense, crește acidoza, condiții în care carbonatul de calciu al nevertebratelor ar putea pur și simplu să se dizove, pe când fosfatul de calciu este mult mai stabil.

Osul se pare că a evoluat în mod independent în mai multe linii de protovertebrate. O teorie susține că țesutul osos a apărut mai întâi ca depozit de fosfat de calciu și nu ca țesut de suport. Deoarece sărurile de calciu și alte minerale se găsesc în concentrație mai mare în apa de mare decât în țesuturile organismelor marine, acestea tind să invadeze corpul animal pentru a realiza starea de echilibru. Excesul de săruri și minerale poate fi excretat prin rinichi sau depozitat în tegument. Ionii de calciu și fosfații, care sunt foarte necesari metabolismului celular, sunt mai mult depozitați decât excretați, pentru a fi utilizați în timpul cerințelor metabolice crescute. Depozitele mari de fosfat de calciu localizate superficial pot forma o suprafață dură ce protejează vertebratele de atacul fizic al prădătorilor. Acest rol secundar ar fi putut favoriza dezvoltarea unei armuri osoase extinse – ceea ce, de altfel, caracterizează primele vertebrate fosile. Țesutul osos ar fi putut servi la izolarea organelor electrosenzoriale la primele vertebrate și, mai târziu, ca înveliș protector al întregului corp.

Armura osoasă a primelor vertebrate avea, așadar, rol protector, de depozit de minerale care permitea menținerea homeostaziei, și de barieră în calea variațiilor presiunii osmotice.

La început, capacitatea de a depune un schelet format din fosfat de calciu era limitată la suprafața corpului, în țesutul dermic, dar curând s-a extins la țesuturile endoscheletului. Apariția unui schelet intern s-a realizat mai târziu în evoluție, sub acțiunea selecției naturale pentru realizarea unui *suport mecanic* al corpului.

Această ipoteză privind evoluția osului la vertebrate se potrivește cu punctele de vedere care consideră primele vertebrate sau prevertebrate ca fiind animale ce au abandonat modul de viață sedentar în favoarea unuia mai activ.

După locul pe care îl ocupă în corp, s-a diferențiat un *schelet intern (endoschelet)* și un *schelet extern (exoschelet).*

În funcție de modul lor de formare, oasele se împart în două categorii: *oase dermice* sau de *membrană*, care se formează direct din țesutul conjuctiv al dermei, caracterizate prin prezența ornamentațiilor pe suprafață, și *oase enchondrale* (de cartilaj, endochondrale) care, în timpul dezvoltării lor, trec printr-un stadiu intermediar cartilaginos.

Oasele dermice și cele de cartilaj se pot asocia în cadrul scheletului cranian, al centurii scapulare, dar și în unele părți ale scheletului apendicular (de exemplu oasele sesamoide) ale vertebratelor.

Oasele dermice alcătuiesc preponderent formațiuni exoscheletice: plăcile și solzii peștilor, carapacea unor reptile (chelonieni, ankilosauri) și mamifere (edentate). Oasele enchondrale se găsesc numai în alcătuirea endoscheletului.

Scheletul intern. Este format din *scheletul axial* (craniul, notocordul – înlocuit la majoritatea vertebratelor prin coloana vertebrală – sternul și coastele) și *scheletul apendicular* (înotătoarele peștilor, membrele și centurile tetrapodelor).

Scheletul cefalic. Craniul este o structură scheletică care apare la vertebrate. El se formează din cartilaje perechi dispuse în partea anterioară a notocordului și în jurul organelor de simț, având de la început un rol esențial în reușita adaptativă a vertebratelor. Este format din *neurocraniu* (craniul neural), dezvoltat în jurul creierului, al veziculelor senzoriale și al părții anterioare a notocordului, și *splanchnocraniu* (craniul visceral), dezvoltat în jurul părții anterioare a tubului digestiv (cavitatea bucală, faringe și laringe). Cele două părți ale craniului au origini diferite: neurocraniul derivă din țesutul scheletogen (mezenchim) din jurul sistemului nervos central și al notocordului, iar splanchnocraniul din țesutul scheletogen al regiunii anterioare a tubului digestiv (ectomezenchim format din celulele migrate din crestele neurale).

N e u r o c r a n i u l. Neurocraniul este format din oase de cartilaj și dermice, cu excepția ciclostomilor și a rechinilor care păstrează în tot timpul vieții un neurocraniu cartilaginos.

Neurocraniul poate fi împărțit în patru regiuni distincte ce cuprind atât oase de cartilaj, cât și oase dermice: *regiunea occipitală*, la extremitatea sa posterioară, *regiunea otică*, situată în dreptul veziculelor auditive, *regiunea temporo-orbitară*, la nivelul veziculelor optice, și *regiunea etmoido-nazală*, la extremitatea sa anterioară. La aceste regiuni se poate adăuga *regiunea medio-ventrală* (baza craniului) formată numai din oase dermice (Tab. 1).

Limita dintre regiunea otică și regiunea occipitală este dată de orificiul nervului vag (pneumogastric). La ciclostomi, regiunea occipitală lipsește cu desăvârșire (nervul vag are ieșirea posterioară craniului).

Tabelul 1. Regiunile neurocraniului, oasele de cartilaj şi oasele dermice componente
(* = os mixt (de cartilaj şi dermic); [...] = origine în splanchnocraniu; 2 = o pereche)

Regiunea	Oase de cartilaj	Oase dermice
OCCIPITALĂ	La peşti, amfibieni, reptile, păsări: supraoccipital, occipitale laterale (2), bazioccipital; la mamifere: occipital (os de fuziune). Lipseşte la ciclostomi.	nu există
OTICĂ	bazisfenoid, pleurosfenoide (2), complexul otic (periotic). La peşti: prootic (cu urechea internă), opistotic, epiotic, pterotic*, sfenotic*; la amfibieni: prootic, opistotic; la reptile: prootic, opistotic, epiotic; la păsări: prootic, opistotic; la mamifere: pietros (cu apofiza mastoidă).	parietale (2 sau fuzionate); scvamosale (2); la unii peşti, amfibieni, reptile: postparietale (2), tabulare (2).
TEMPORO-ORBITARĂ	La peşti: sfenetmoid, orbitosfenoide (2), bazisfenoid (redus sau absent), pleurosfenoid; la amfibieni: sfenetmoid, orbitosfenoide (2), bazisfenoid; la reptile şi păsări: sfenetmoid, orbitosfenoide (2), bazisfenoid, pleurosfenoid; la şerpi: laterosfenoid; la mamifere: os sfenoid: presfenoid, orbitosfenoide (2), bazisfenoid, [alisfenoid].	frontale (2 sau fuzionate); numai la unele vertebrate premamaliene: postfrontale (2); postorbitare (2), jugale (2), pătrato-jugale (2).
ETMOIDO-NAZALĂ	La peşti: mezetmoid (internazal), etmoide laterale (2); la amfibieni, reptile şi păsări: neosificat; la mamifere: mezetmoid (absent la monotreme, marsupiale, artiodactile, perisodactile etc.)	prefrontale (2), lacrimale (2), nazale (septomaxilare) (2), premaxilare (2; acestea ar putea proveni din splanchocraniu)
MEDIO-VENTRALĂ	nu există	parasfenoid (vestigial la reptile şi păsări; absent la mamifere), vomere (2); la mamifere unul, probabil neomolog); oase ale arcului oral: [pterigoide] (2), [ectopterigoide] (2), [palatine] (2).

La gnatostomate, regiunea occipitală se constituie prin asimilarea treptată a unui număr de vertebre la craniu. Având în vedere aceste aspecte evolutive se distinge un *paleocranium*, ce cuprinde craniul anterior orificiului nervului vag, şi un *neocranium*, posterior acestuia, format pe seama vertebrelor asimilate. După numărul de vertebre asimilate la paleocraniu se poate deosebi un *neocraniu protometamer*, la nonamniote, format din puţine vertebre (probabil trei), şi un *neocraniu auximetamer*, la amniote, format din mai multe vertebre (cu încă trei vertebre suplimentare). Neurocraniul are aşadar o structură heterogenă, regiunea occipitală, apărută la gnatostomate, fiind de origine vertebrală.

Tabelul 2. Oasele de cartilaj şi oasele dermice ale arcurilor viscerale (toate oase perechi; la chondrichthyeni şi alte gnatostomate primitive arcurile rămân neosificate)

Arcul visceral		Oase de cartilaj sau derivate cartilaginoase	Oase dermice
oral	cartilaj palatopătrat („falca superioară")	La peşti osoşi, amfibieni, reptile, păsări: *pătrat*, devenit *incus* la mamifere; la peşti osoşi, amfibieni, reptile, păsări: *epipterigoid*, devenit la mamifere *alisfenoid*.	*premaxilar* (? – ar putea aparţine neurocraniului); *maxilar*, *palatin*, *pterigoid*.
	cartilaj Meckel („falca inferioară")	La peşti osoşi, amfibieni, reptile, păsări: *articular*, devenit *malleus* la mamifere.	oase laterale: *dentar*, *spleniale* (2); *angular*, *supraangular*; oase mediale: *prearticular*, *coronoide*.
hioidian	hiomandibular (superior)	La peşti osoşi: *hiomandibular*; la amfibieni, reptile, păsări: *columela* şi *extracolumela*; la mamifere: *stapes* (din columelă). La teleostei: *simplectic* (os nou) (os dermic după K. V. Kardong, 1998)	
	hioid (inferior)	oase în serie: *stilohial*, *epihial*, *ceratohial*, *hipohial* (legate ventral prin *bazihial*). La teleostei: *ceratohial*, *hipohial* şi bazihial; la amfibieni: *ceratohial* şi *hipohial;* la reptile şi păsări: *ceratohial* şi *corpul hioidului* (din *bazihial*); la mamifere: *cornul anterior al hioidului* (din *ceratohial*) şi *corpul* hioidului (din *bazihial*).	nu se formează
branhial 1	oase în serie*: faringobranhial, epibranhial, ceratobranhial, hipobranhial* (peşti osoşi). Epibranhialul, ceratobranhialul şi hipobranhialul formează la amfibieni *corpul hioidului* iar la reptile, păsări şi mamifere *al doilea corn al hioidului.*		
branhial 2	serie completă la peşti; la amfibieni, reptile şi păsări: *ultimul corn* şi *corpul hioidului*; *cartilaje laringeale (?)*; la mamifere: *cartilaje tiroide (?).*		
branhial 3	serie completă la peşti; tetrapode: cartilaje laringeale (cu semnul ? la mamifere).		
branhial 4	serie completă la peşti; absent la tetrapode.		
branhial 5	serie incompletă la peşti; absent la tetrapode.		

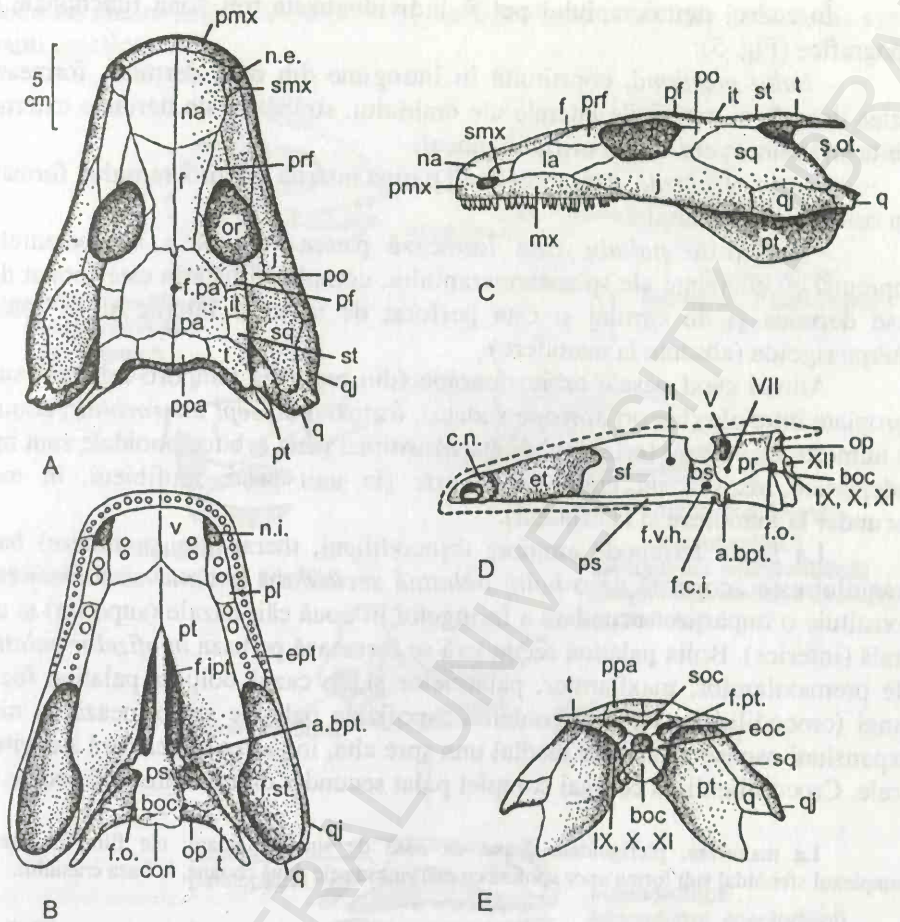


Fig. 5. Craniul la vertebratele terestre primitive (*Palaeogyrinus*, stegocefal din Carbonifer). A – bolta craniană (vedere dorsală); B – baza craniului; C – vedere laterală; D – secțiune prin cutia cerebrală; E – vedere posterioară; a. bpt. – articulația bazipterigoidă; boc – bazioccipital; bs – bazisfenoid; c. n. – capsulă nazală; con – condil occipital; e – epipterigoid; ept – ectopterigoid; eoc – exoccipital; et – regiunea etmoidală; f – frontal; f. c. i. – foramen pentru carotida internă; f. v. h. – foramen pentru vena hipofizară; f. ipt. – fereastra interpterigoidă; f. o. – fereastra ovală; f. pa – foramen parietal (orificiu pineal); f. pt. – fereastră posttemporală; f. st – fosa subtemporală; it – intertemporal; j – jugal; l – lacrimal; mx – maxilar; na – nazal; n. e. – narina externă, n. i. – narina internă; op – opistotic; or – orbita; p – parietal; pf – postfrontal; pl – palatin; pmx – premaxilar; po – postorbitar; ppa – postparietal; pr – prootic; prf – prefrontal; ps – parasfenoid; pt – pterigoid; q – pătrat; qj – pătrato-jugal; smx – septomaxilar; soc – supraoccipital; sph – sfenetmoid; sq – scvamosal; st – supratemporal; ş. ot – şanț otic; t – tabular; v – vomer; II-XII – orificii ale nervilor cranieni (după A. S. Romer, 1966).

În cadrul neurocraniului pot fi individualizate trei zone funcţionale şi topografice (Fig. 5):

- *bolta craniană*, constituită în întregime din oase dermice, formează partea dorsală şi marginile laterale ale craniului, străbătute de narinele externe, orbite şi, în unele cazuri, de orificiul pineal;

- *cutia cerebrală,* care reprezintă partea internă a neurocraniului, formată din osificări enchondrale;

- *complexul palatin,* care formează partea ventrală a neurocraniului împreună cu elemente ale splanchnocraniului; complexul palatin este format din oase dermice şi de cartilaj şi este perforat de narinele interne şi de fosele interpterigoide (absente la mamifere).

Atunci când oasele orbitosfenoide (din regiunea temporo-orbitară) sunt apropiate între ele (uneori aproape sudate), formând un *sept interorbitar*, craniul se numeşte *tropibazic* (este tipul de bază). Atunci când orbitosfenoidele sunt mai îndepărtate, rezultă un craniu *platibazic* (la unii peşti, amfibieni, în mod secundar la mamifere şi la ofidieni).

La unele tetrapode amniote (crocodilieni, therapside, mamifere) baza craniului este acoperită de o *boltă palatină secundară* (*palatul secundar*) care constituie o împărţire secundară a faringelui în două căi: nazale (superior) şi cea orală (inferior). Bolta palatină secundară se formează pe baza *apofizelor palatine* ale premaxilarelor, maxilarelor, palatinelor şi, în cazul bolţilor palatine foarte lungi (crocodilieni), ale pterigoidelor. Apofizele palatine se formează ca nişte expansiuni osoase proiectate medial una spre alta, în partea superioară a cavităţii orale. Crocodilienii au cel mai complet palat secundar dintre toate tetrapodele.

La mamifere, pterigoidele dispar ca oase de sine stătătoare, ele fiind incluse în complexul sfenoidal sub forma unor apofize ce mărginesc cele două choane, la baza craniului.

La mamifere, suprafaţa pterigoidă a palatului secundar nu se osifică, ea fiind completată cu un palat moale (membranos). Când apofizele palatine, mai slab dezvoltate, nu se întâlnesc medial, rezultă un palat despicat (chelonieni, păsări).

Cinetismul cranian. Mişcările diferitelor compartimente ale craniului, care au ca rezultat o înălţare sau o coborâre a fălcii superioare în raport cu poziţia ei normală (din repaus), poartă numele de *cinetism cranian.* Articulaţia se poate face între două regiuni ale neurocraniului (otico-occipitală şi etmo-sfenoidală), ca la crosopterigieni, sau între o parte a dermatocraniului şi endocraniu (teleostei, amfibieni primitivi, majoritatea reptilelor, păsări). Mişcările craniene se realizează numai în plan vertical. Utilitatea acestor mişcări se pare că este legată de mărirea contactului cu prada la deschidera gurii şi creşterea presiunii la închiderea fălcilor. Nu prezintă cranii cinetice amfibienii

moderni, chelonienii, crocodilienii şi mamiferele (dar reptilele mamaliene aveau cranii cinetice).

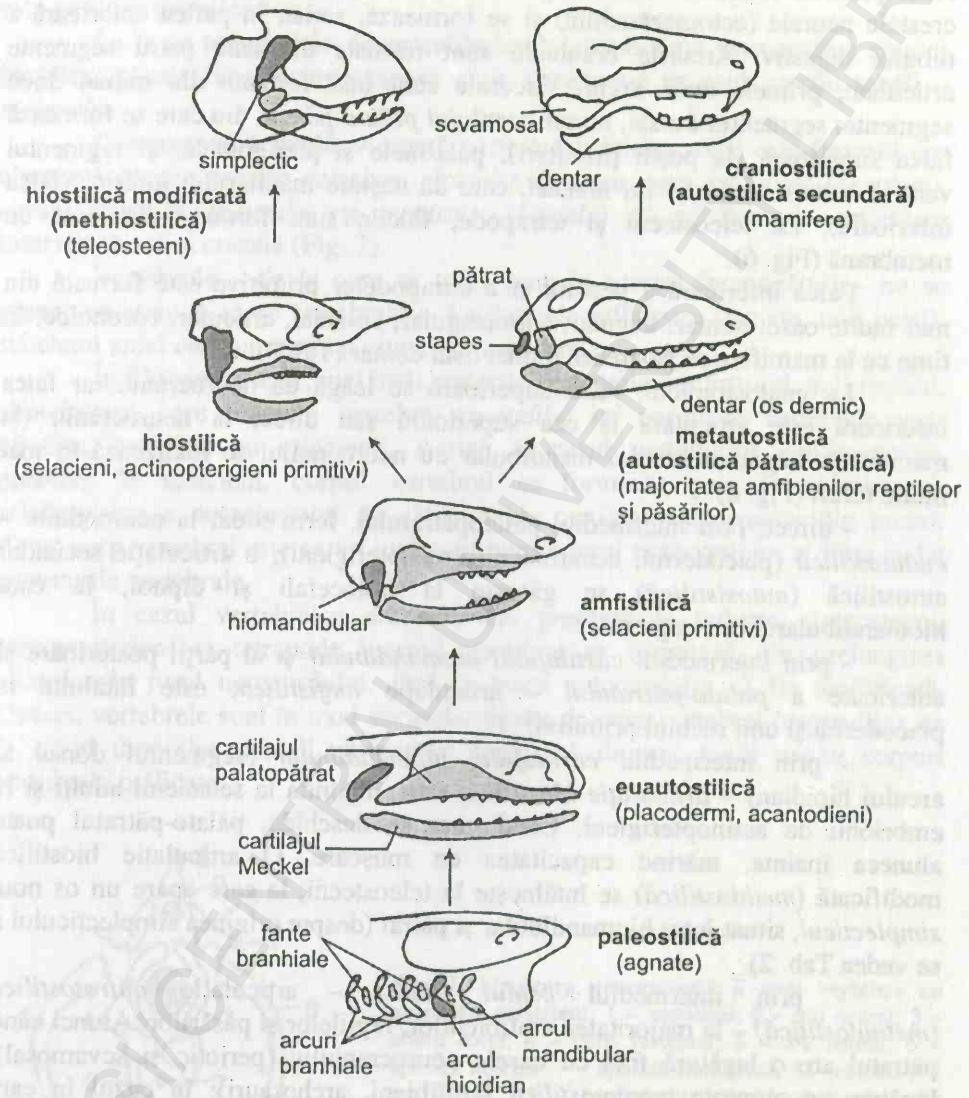


Fig. 6. Originea fălcilor din arcurile viscerale anterioare şi evoluţia articulaţiei arcului oral la craniu (bazat pe K. V. Kardong, 1998).

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

S p l a n c h n o c r a n i u l este format pe seama arcurilor viscerale perechi: arcul oral, arcul hioidian şi arcurile branhiale, în general, în număr de cinci perechi. Arcurile viscerale provin, în ontogeneză, din celule produse în crestele neurale (ectomezenchim) şi se formează, seriat, în partea anterioară a tubului digestiv. Arcurile branhiale sunt formate din câte patru segmente articulate; primele două arcuri viscerale sunt însă formate din numai două segmente: segmentul dorsal, numit *cartilajul palato-pătrat*, din care se formează falca superioară (la peştii primitivi), palatinele şi pterigoidele, şi segmentul ventral, numit *cartilajul lui Meckel*, care dă naştere maxilarului inferior (falca inferioară). La teleosteeni şi tetrapode, fălcile sunt formate din oase de membrană (Fig. 6).

Falca inferioară a peştilor şi a tetrapodelor primitive este formată din mai multe oase: dentar, angular, supraangular, splenial, articular, coronoide, în timp ce la mamifere se păstrează numai osul dentar (Tab.2).

La gnatostomieni, falca superioară se leagă de neurocraniu iar falca inferioară este articulată la cea superioară sau direct la neurocraniu (la mamifere). Legătura arcului mandibular cu neurocraniul se realizează în mai multe feluri (Fig. 6):

- direct, prin intermediul palatopătratului, ferm sudat la neurocraniu – *euautostilică* (placodermi, acantodieni, crosopterigieni); o articulaţie secundar autostilică (*autosistilică*) se găseşte la holocefali şi dipnoi, la care hiomandibularul este regresat;

- prin intermediul *cartilajului hiomandibular* şi al părţii posterioare şi anterioare a *palato-pătratului* – articulaţie *amfistilică*; este întâlnită la placodermi şi unii rechini primitivi;

- prin intermediul *cartilajului hiomandibular* (segmentul dorsal al arcului hioidian) – *articulaţie hiostilică*; este întâlnită la selacienii adulţi şi la embrionii de actinopterigieni. Când gura se deschide, palato-pătratul poate aluneca înainte, mărind capacitatea de muşcare. O articulaţie hiostilică modificată (*methiostilică*) se întâlneşte la teleosteeni, la care apare un os nou, *simplecticul*, situat între hiomandibular şi pătrat (despre originea simplecticului a se vedea Tab. 2).

- prin intermediul *osului pătrat* – articulaţie *pătratostilică* (*metautostilică*) – la majoritatea amfibienilor, reptilelor şi păsărilor. Atunci când pătratul are o legătură fixă cu oasele neurocraniului (periotic şi scvamosal), legătura se numeşte *monimostilică* (amfibieni, archosauri); în cazul în care pătratul are o legătură mobilă, ligamentară cu neurocraniul şi falca inferioară, legătura se numeşte *streptostilică* (squamate, păsări). La mamifere, condiţia streptostilică se păstrează între oasele de transmisie sonoră din urechea medie (ciocanul = articular şi nicovala = pătrat).

- prin intermediul condilului dentarului şi al osului scvamosal din constituţia neurocraniului – articulaţie *dentaro–scvamosală (craniostilică);* falca superioară este înglobată în întregime în cutia craniană. Acest tip de articulaţie este specific mamiferelor.

La toate tetrapodele, hiomandibularul, componenta proximală a arcului hioidian, pierde funcţia suspensoare şi se transformă în osul urechii medii – *columela.*

Coloana vertebrală. Această parte a scheletului axial este formată din elemente osoase numite *vertebre*, alcătuite dintr-un *corp vertebral* (*centrum*), *arcuri dorsale* (*neurale*) şi *ventrale* (*hemale*) şi apofize de articulare intervertebrală şi costală (Fig. 7).

Vertebrele – de la care se trage numele acestei încrengături – nu se găsesc ca atare la toate vertebratele. La formele inferioare (agnate, unii peşti), scheletul axial este reprezentat numai de notocord.

În filogeneză apar, mai întâi, arcurile vertebrale (ciclostomi, unii rechini, chondrostei, care prezintă vertebre *aspondile*) iar corpurile vertebrale apar ulterior, începând cu selacienii. Astfel, în cazul vertebrelor *cordacentrice*, prezente la selacieni, corpul vertebral se formează prin invadarea tecii scheletogene a notocordului de către celule cartilaginoase venite din arcuri. Acest corp vertebral este ca un inel continuu în jurul notocordului şi ferm sudat cu arcurile vertebrale.

În cazul vertebrelor *arcocentrice*, prezente la holostei, teleosteeni, sarcopterygieni şi tetrapode, corpul vertebral se formează din prelungirea arcurilor în jurul notocordului, fără ca teaca notocordului să fie modificată. Uneori, vertebrele sunt în mod secundar lipsite de corp vertebral (aspondile), ca în cazul dipnoilor actuali, ştiindu-se faptul că dipnoii fosili aveau corpuri vertebrale osificate.

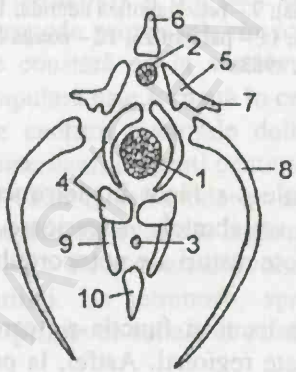


Fig. 7. Structura generalizată a unei vertebre cu notocord persistent: 1 – notocord; 2 – tub neural; 3 – artera aortă; 4 – corp vertebral; 5 – arc neural; 6 – apofiză neurală; 7 – apofiză transversă; 8 – coastă; 9 – arc hemal; 10 – apofiză hemală (după Perrier, din Dornescu şi Necrasov, 1968).

După forma corpului vertebral se recunosc mai multe tipuri de vertebre (Fig. 8):

- *amficelice*, cu centrum concav la ambele capete deoarece lipsesc *piesele intercalare* dintre corpurile vertebrale (peşti, amfibieni primitivi);

- *procelice*, cu suprafaţa anterioară concavă (piesele intercalare ataşate posterior) şi cea posterioară convexă (la unii amfibieni şi reptile, păsări);

- *opistocelice*, cu suprafaţa anterioară convexă (piesele intercalare ataşate anterior) şi cea posterioară concavă (amfibieni, reptile, păsări);

- *platicelice*, corp cilindric cu suprafeţele plane rezultat prin alipirea unei jumătăţi de piesă intercalară la vertebra anterioară şi a celeilalte jumătăţi la vertebra posterioară; acest tip de vertebră se întâlneşte la vertebrate superioare (unele reptile, mamifere).

- *amficirţiene*, cu feţele anterioară şi posterioară biconvexe (în regiunea cervicală la chelonieni).

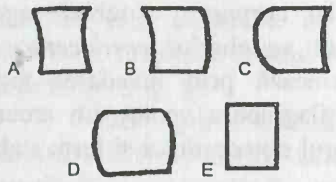


Fig. 8. Tipuri de vertebre după aspectul suprafeţelor articulare: A – amficelic; B – procelic; C – opistocelic; D – amficirţian; E – platicelic.

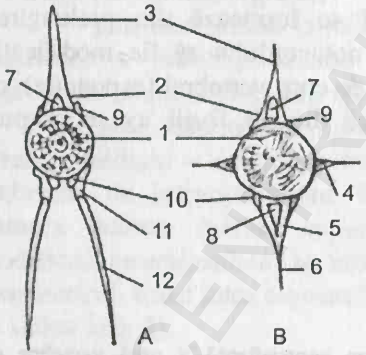


Fig. 9. Cele două tipuri morfologice de vertebre la peştii teleostei: A – troncală; B – caudală; 1 – centrum (corp); 2 – arc neural; 3 – apofiză neurală; 4 – proces transvers; 5 – arc hemal; 6 – apofiză hemală; 7 – canal neural; 8 – canal hemal; 9 – prezigapofiză neurală; 10 – prezigapofiză hemală; 11 – parapofiză; 12 – coastă (din E. Hanganu şi colab., 1983).

Dezvoltarea progresivă a coloanei vertebrale s-a făcut în detrimentul notocordului care, în stadiul adult, lipseşte la vertebratele superioare (la mamifere, în cadrul discurilor intervertebrale se găsesc resturi ale notocordului – nucleul pulpos).

Vertebrele au forme diferite, în funcţie de locul şi funcţia pe care le ocupă în cadrul coloanei vertebrale, fiind diferenţiate regional. Astfel, la peşti, coloana vertebrală se diferenţiază în două regiuni: *troncală* şi *caudală*. Aceste

regiuni se deosebesc între ele prin faptul că vertebrele toracale prezintă apofize pentru articularea coastelor iar vertebrele caudale prezintă arcuri ventrale (hemale) (Fig. 9).

La vertebratele tetrapode care execută mişcări mai complexe în mediul terestru, coloana vertebrală este diferenţiată regional mai amplu, în cinci regiuni: *cervicală*, *toracală*, *lombară*, *sacrală* şi *codală*. La reptile, păsări şi mamifere, primele două vertebre ale regiunii cervicale sunt modificate în vederea articulării şi mobilităţii craniului şi se numesc *atlas* şi *axis*. Vertebrele toracale au suprafeţe de articulare pentru capul coastei. În regiunea lombară (diferenţiată numai la mamifere), vertebrele sunt de obicei mai masive. Vertebrele regiunii sacrale sunt, în majoritatea cazurilor, sudate într-o piesă unică – *osul sacrum*. Numărul vertebrelor care iau parte la formarea osului sacrum este variabil la diferite grupe. Astfel, la amfibieni există o singură vertebră puternică, la reptilele actuale sunt două (la dinosauri mai multe, de exemplu), iar la păsări şi mamifere acestor vertebre primare li se pot adăuga şi altele, din regiunile lombară şi codală. Vertebrele regiunii codale sunt în număr variabil. La unele grupe de vertebrate, vertebrele codale regresează, sudându-se într-un os unic numit *urostil* (peşti, amfibieni) sau *pigostil* (la păsări, deşi nu toate vertebrele se sudează).

De vertebre se articulează *coastele*. La vertebratele inferioare, coastele sunt dezvoltate mai mult sau mai puţin la toate vertebrele. La vertebratele superioare, coastele se menţin în regiunea plămânilor, delimitând *cavitatea toracică*, articulându-se de *osul stern*.

Scheletul apendicular este reprezentat de *centuri (scapulară şi pelviană), înotătoare neperechi şi perechi* (la vertebratele primar acvatice) şi *membre*, care sunt perechi (la tetrapode).

Centurile. *Centura pectorală (scapulară sau anterioară)* (Fig. 10) este formată din oase de cartilaj: *scapulum* (*omoplat*), *suprascapulum*, situate dorsal, *coracoid*, situat ventral-posterior (la unii amfibieni şi reptile existând şi un *precoracoid*) şi din oase dermice: *cleithrum*, *supracleithrum* (la peşti şi unele tetrapode primitive), *claviculă*, situată ventral-anterior (uneori şi *interclaviculă*). Se constată că la vertebratele inferioare (peşti, amfibieni primitivi), centura scapulară este formată în cea mai mare parte din oase dermice. Oasele de cartilaj ale centurii pectorale delimitează *cavitatea glenoidă*, în care se articulează humerusul. La peşti centura scapulară are, în special, rolul de a susţine viscerele, pe când la tetrapode ea are funcţia de susţinere şi mişcare a membrului. La mamiferele evoluate legătura centurii cu scheletul axial se pierde.

Pe parcursul evoluţiei, oasele dermice se reduc în favoarea oaselor de cartilaj. La tetrapode, spre deosebire de peştii osoşi, centura scapulară se desprinde de scheletul cefalic, o dată cu formarea gâtului şi mişcarea pe uscat.

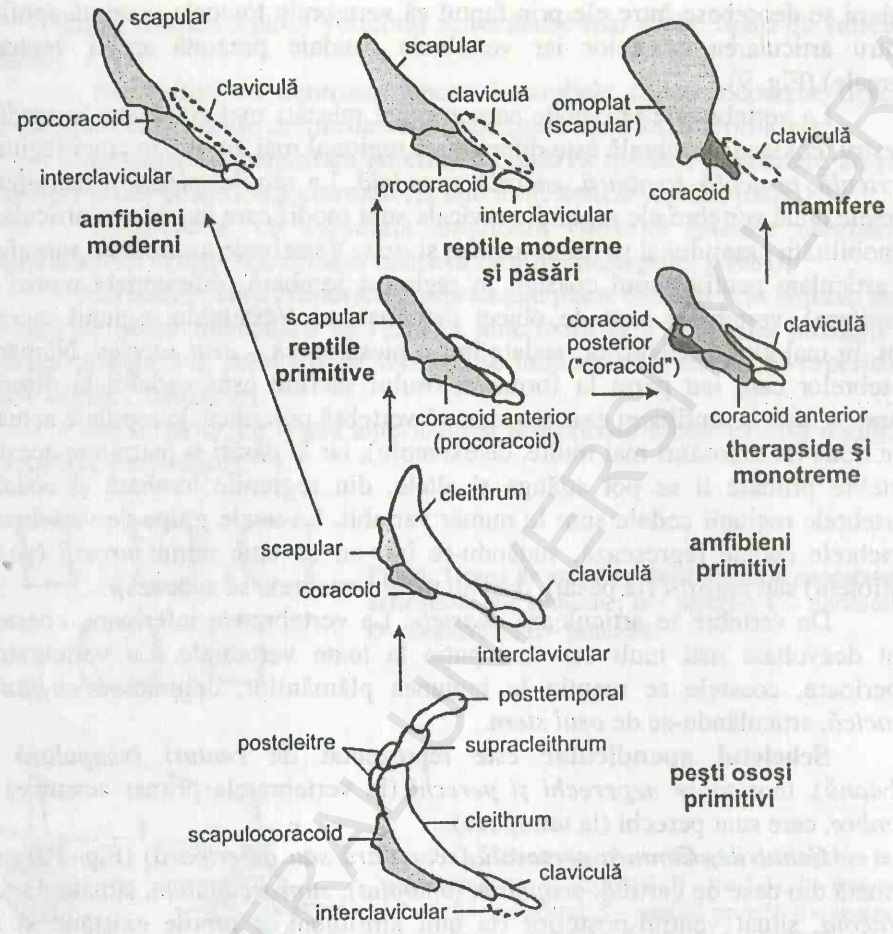


Fig. 10. Evoluţia centurii pectorale (schiţă; cu cenuşiu – oase de cartilaj; cu alb – oase de membrană; după K. V. Kardong, 1998).

Doar la primii labirintodonţi se mai menţine această legătură ca la strămoşii lor crosopterigieni.

Centura pelviană (posterioară) (Fig. 11) este alcătuită numai din oase de cartilaj dispuse în jurul cavităţii de inserţie a femurului, numită *cavitate cotiloidă* (*acetabulară*): *ilion*, (latero-dorsal şi articulat la scheletul axial la tetrapode dar niciodată la peşti), *pubis* (ventral-anterior) şi *ischion* (ventral-posterior). În unele cazuri, se dezvoltă şi un *prepubis*, la dinosaurii ornithischieni sau la marsupiale şi alte mamifere primitive, la care poartă denumirea de *os marsupial.*

La tetrapodele apode (amfibienii gimnofioni şi şerpi), centurile pot dispărea complet.

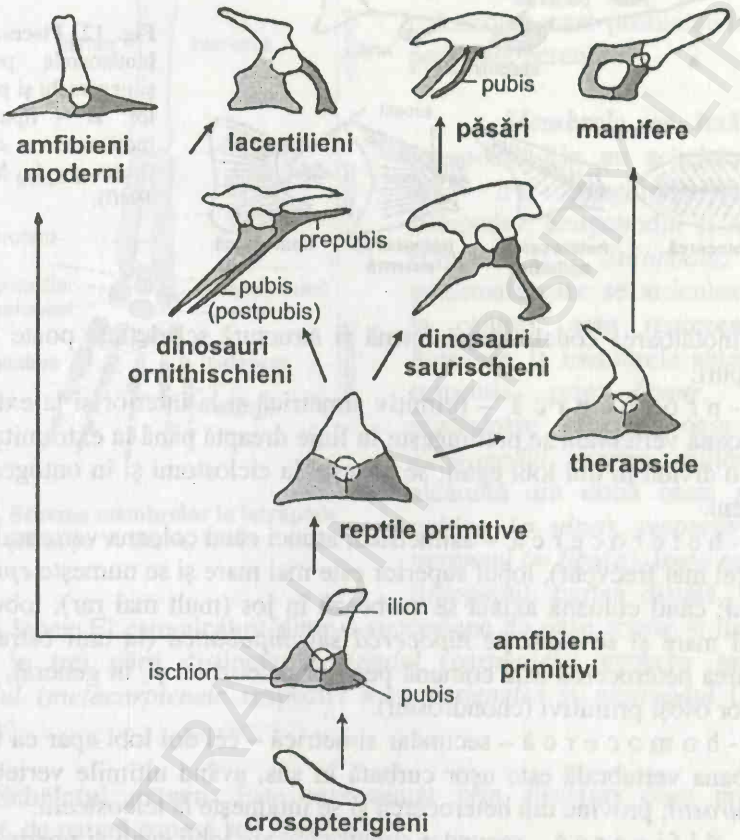


Fig. 11. Evoluţia centurii pelviene (schiţă; cu alb oase de membrană; după K. V. Kardong, 1998).

Înotătoarele. Se întâlnesc la vertebratele primar acvatice – agnate şi peşti (Fig. 12). Ele sunt *neperechi* (singurele prezente la agnatele actuale) şi *perechi* (la gnatostomate şi unele agnate fosile).

Înotătoarele neperechi sunt reprezentate prin *dorsală*, *anală* şi *codală*. Înotătoarele dorsală şi codală cuprind o parte membranoasă susţinută de radii cartilaginoase sau osoase, articulate mobil prin baghete scheletice (pterigofori) în dreptul apofizelor neurale ale vertebrelor; înotătoarea anală nu se prinde de suport scheletic.

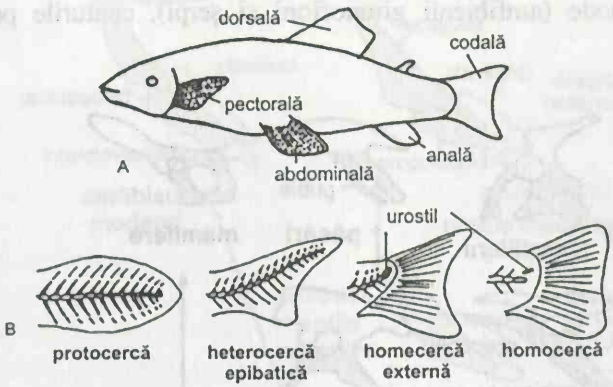


Fig. 12. Pisces. A – înotătoarele perechi şi neperechi şi poziţia lor; B – tipuri de înotătoare codale (bazat pe L. Moret, 1940).

Înotătoarea codală, după formă şi structură scheletică, poate fi de mai multe tipuri:

- p r o t o c e r c ă – primitiv simetrică şi la interior şi la exterior – la care coloana vertebrală se prelungeşte în linie dreaptă până la extremitatea cozii, pe care o divide în doi lobi egali; se găseşte la ciclostomi şi în ontogeneza unor teleosteeni.

- h e t e r o c e r c ă – asimetrică; atunci când coloana vertebrală deviază în sus (cel mai frecvent), lobul superior este mai mare şi se numeşte *epicercă* sau *epibatică*; când coloana axială se curbează în jos (mult mai rar), lobul inferior este mai mare şi se numeşte *hipocercă* sau *hipobatică* (la unii ostracodermi). Înotătoarea heterocercă este comună peştilor paleozoici şi, în general, rechinilor şi peştilor osoşi primitivi (chondrostei).

- h o m o c e r c ă – secundar simetrică – cei doi lobi apar ca fiind egali dar coloana vertebrală este uşor curbată în sus, având ultimile vertebre sudate într-un *urostil*; provine din heterocercă şi se întâlneşte la teleosteeni.

- d i f i c e r c ă – secundar simetrică – are lobii egali şi prezintă simetrie şi în interior prin revenirea completă a coloanei vertebrale la poziţia rectilinie; provine din cea heterocercă şi se găseşte la dipnoii actuali.

- g e f i r o c e r c ă – secundar simetrică – provine din prelungirea dorsalei şi analei în locul codalei primare dispărute; se întâlneşte la polipteriforme.

Înotătoarele perechi (numite şi *pterigii*) sunt reprezentate de *înotătoarele anterioare (pectorale)* şi de *înotătoarele posterioare (pelviene = abdominale = ventrale).* Scheletul înotătoarelor perechi este foarte heteromorf. În general, acesta este alcătuit din piese proximale bazale – *bazalia* – şi, în continuare, din *radialia.* Toate aceste piese alcătuiesc endoscheletul care se continuă cu piese dermice ce aparţin exoscheletului.

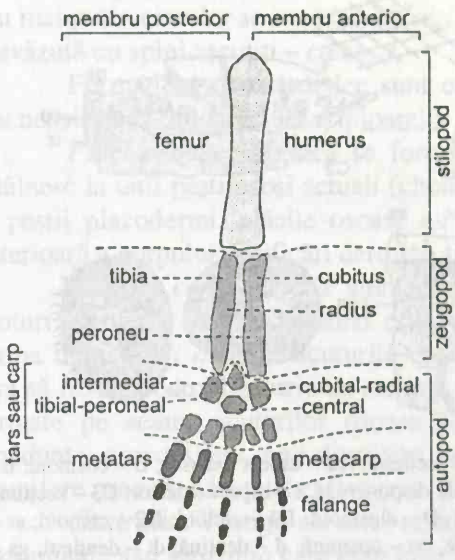


Fig. 13. Schema membrelor la tetrapode (bazat pe V. Barbu, 1968).

Înotătoarele perechi sunt caracteristice gnatostomatelor dar şi osteostracilor, dintre agnatele paleozoice, care prezentau înotătoare pectorale perechi.

Membrele se întâlnesc la tetrapode. Ele au scheletul format din trei regiuni principale: stilopodul, zeugopodul şi autopodul (Fig. 13). *Stilopodul*, partea proximală care se articulează direct la centuri, este reprezentat prin *humerus*, la membrele anterioare şi, respectiv prin *femur*, la cele posterioare (toate oase lungi). *Zeugopodul*, partea mijlocie, este alcătuită din două oase: *radius* şi *cubitus* (= *ulna*), respectiv *tibia* şi *peroneul* (= *fibula*), toate oase lungi. *Autopodul*, partea distală, formează scheletul labei. El este alcătuit dintr-o succesiune de oase scurte şi lungi, fiind împărţit în trei părţi distincte: *bazipodul* (*carpienele* respectiv *tarsienele*), *metapodul* (*metacarpienele* respectiv *metatarsienele*) şi *acropodul* (*falangele* degetelor).

Scheletul extern. Este reprezentat prin structuri dure produse în tegument, de natură osoasă sau cornoasă.

Solzii, caracteristici peştilor, au structuri şi forme diferite, fiind de mai multe tipuri:

- p l a c o i d (Fig. 14-A) – caracteristic peştilor cu schelet intern cartilaginos. Solzul este format dintr-o placă bazală de ţesut conjunctiv fibros calcifiat, înfundată în derm, şi un spin care străbate epiderma şi emerge la suprafaţa tegumentului. Spinul este alcătuit din dentină (amestec de materie organică şi săruri de calciu) peste care se dispune un strat subţire şi dens de vitrodentină; în partea sa axială, spinul prezintă o cavitate pulpară, asemenea dinţilor. La unii peşti solzii placoizi sunt întâlniţi şi în cavitatea bucală, pe maxilare, unde au rol de dinţi.

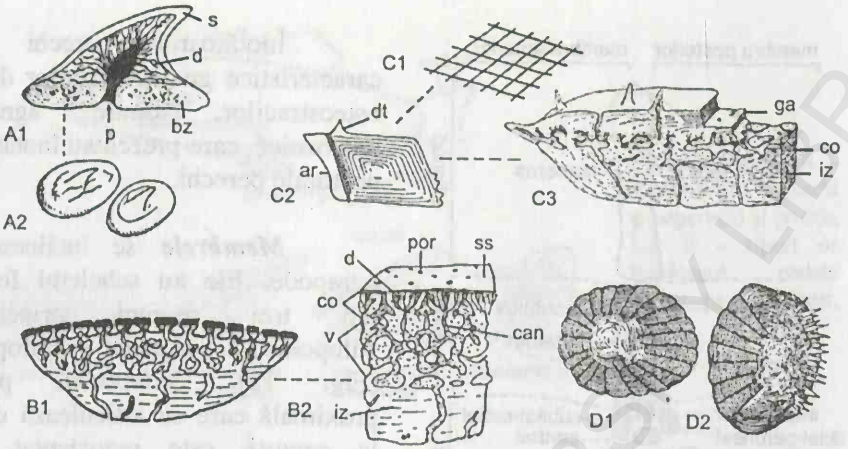


Fig. 14. Pisces. Tipuri de solzi: A – placoid: A1 - secţiune; A2 – aspect exterior; B – cosmoid: B1 – secţiune; B2 – detaliu; C – ganoid: C1 – modul de dispunere; C2 – aspect exterior; C3 – secţiune (tip paleoniscoid – cu un strat subţire de cosmină); D – elasmoid: D1 – cicloid; D2 – ctenoid; ar – suprafaţă de articulare; bz – baza; can – canalicule; co – cosmină; d – dentină; dt – denticul; ga – ganoină; iz – izopedină; p – pulpa; por – pori; s – smalţ; ss – strat asemănător smalţului; v – strat vascular (A, B2, C1 după V. Barbu, 1968; B3, D după Z. Feider şi colab., 1967 şi C2 după R. Carroll, 1988; C3 după Goodrich, în P. Bănărescu, 1964).

- c o s m o i d (Fig. 14-B) – întâlnit la crosopterigieni (exceptând celacanţii) şi la dipnoii fosili. Solzul este complex structurat şi cuprinde întreaga grosime a dermei; în profunzime, se găseşte un strat de ţesut osos lamelar, cu celule osoase dispuse în straturi (*izopedina*) peste care se dispune un ţesut osos spongios cu osteoblaste (bine vascularizat) şi altul fără osteoblaste, cu canalicule fine ramificate arborescent (*cosmină* – un tip de dentină), iar la exterior un strat subţire şi strălucitor de smalţ străpuns de numeroase orificii mici;

- g a n o i d (Fig. 14-C) – prezent la chondrostei (care includ şi polypteriformele) şi holostei. Solzii au formă rombică şi au rezultat din solzii cosmoizi prin reducerea celor două straturi spongioase intermediare. La baza solzului se găseşte un strat de ţesut osos lamelar (*izopedină*) peste care se dispune un strat superficial de *ganoină* – un material dur şi strălucitor – asemănător smalţului; la paleonisciforme şi polipteriforme se păstrează şi un strat mijlociu de cosmină (puţin vascularizată). Solzii sunt imbricaţi (se suprapun parţial).

- e l a s m o i d (Fig. 14-D) – caracteristic teleosteenilor – este cel mai simplu structurat, fiind şi cel mai subţire. El este alcătuit din os lamelar (*izopedină*) peste care se dispune un strat foarte subţire de *ganoină*. Stratul de ganoină prezintă o serie de creste concentrice (*circuli*) şi creste radiare (*radii*)

care converg spre centrul solzului (*nucleus*). Solzii elasmozi cu contur mai mult sau mai puțin circular se numesc *cicloizi* iar cei cu marginea liberă (posterioară) prevăzută cu spini ascuțiți – *ctenoizi*.

Formațiuni exoscheletice sunt considerate și *radiile dermice*, osificate sau neosificate, din structura aripioarelor perechi și neperechi ale peștilor.

Plăci osoase. Acestea se formează prin fuziunea solzilor osoși și se întâlnesc la unii pești osoși actuali (chondrostei, teleosteeni). La ostracodermi și la peștii placodermi, plăcile osoase au format adevărate armuri în jumătatea anterioară a corpului. Osificări dermice apar și la reptile și la unele mamifere.

Scuturi cornoase. La amniote, mai ales la reptile, epiderma produce scuturi cornoase (numite și solzi cornoși). Derma poate produce osificări sub forma unor *plăci osoase*. Scuturile cornoase se suprapun peste plăcile osoase fără să fie în mod obligatoriu de aceeași formă și mărime. Exoschelete puternice formate pe seama scuturilor osoase și cornoase se întâlnesc la chelonieni, tecodonte, crocodilieni, unii dinosauri (ankilosauri, stegosauri) și chiar la unele mamifere precum edentatele (*Dasypus, Glyptodon* etc.).

Gastralia. Vestigii ale unui schelet dermic sunt considerate și „coastele" abdominale sau *gastralia* care erau bine dezvoltate la unele reptile marine fosile (plesiosauri, placodonte), crocodili, dinosauri sau chiar la *Archaeopteryx*.

Originea vertebratelor

Problema originii vertebratelor este încă un subiect controversat. În continuare, prezentăm succint cele mai importante ipoteze privind acest subiect:

1. Ipoteza pedomorfozei presupune că vertebratele au derivat din larva mobilă a urocordatelor care prezenta caracteristile fundamentale ale cordatelor: faringotremie, notocord, epineurie, coadă musculară postanală. În plus, o asemenea larvă mobilă prezenta o cută membranoasă continuă în planul sagital al corpului, care ajuta la înot; aceasta era extinsă pe cea mai mare parte a corpului – premisă pentru apariția înotătoarelor. Larva și-ar fi prelungit stadiul larvar până la dobândirea capacității de reproducere (proces numit *pedomorfoză* – Garstang, 1928). La originea vertebratelor s-ar afla deci nu cordate primitive înotătoare, ci cordate fixate, microfage, precum urocordatele, cu larve mobile și pedomorfice (Fig. 15). Această teorie este larg acceptată atât pentru simplitatea ei cât și pentru faptul că pedogeneza este un fenomen comun în lumea vertebratelor.

2. Ipoteza originii vertebratelor dintr-un cefalocordat asemănător amfioxusului actual se bazează pe existența unor caractere comune celor două grupe: forma generală a corpului, somite, o înotătoare (cută) mediană probabil omoloagă, dispoziția nervilor spinali etc. Amfioxul este însă un filtrator sedentar

pe cuprinsul întregii vieți adulte iar la originea vertebratelor se presupune că au existat organisme mobile, prădătoare.

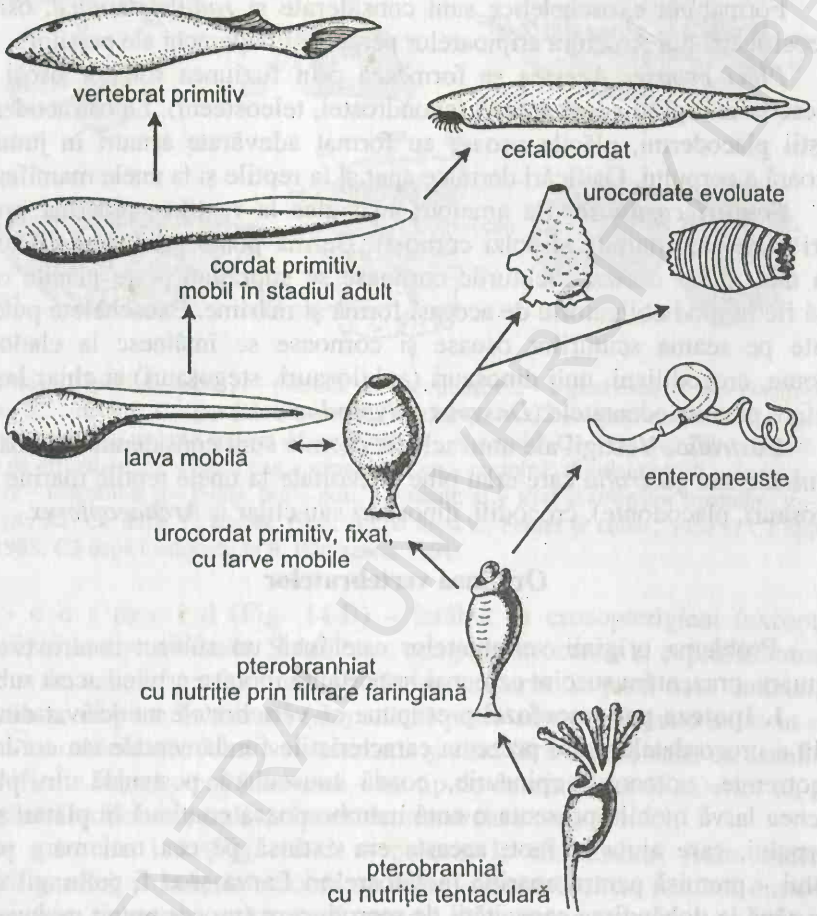


Fig. 15. Reprezentare schematică a principalelor etape ale filogenezei cordatelor. Vertebratele ar fi apărut din urocordate cu larve mobile, pedomorfice (după A. S. Romer, 1959, modificat).

3. Ipoteza originii vertebratelor prin trecerea la prădătorism consideră că strămoșul vertebratelor a fost un protocordat asemănător cu cefalocordatele care a trecut de la nutriția filtratoare la prădătorism. Această trecere a determinat dezvoltarea capului, anterior notocordului, organele de simț cefalice perechi, electrorecepția și un faringe musculos pentru pomparea apei și respirația faringeală prin branhii.

4. Ipoteza originii vertebratelor din calcicordate. Calcicordatele (Fig. 16), larg răspândite în Paleozoicul inferior (circa 60 de specii), sunt organisme interpretate în mod diferit. Unii autori au considerat calcicordatele ca fiind echinoderme aberante (ele sunt foarte asemănătoare cu carpoideele, lipsite de simetrie), dar Jefferies (1986, 1996) le consideră cordate. Corpul lor avea o porțiune centrală dilatată și turtită dorso-ventral care conținea organele interne și care se continua, posterior, cu un apendice lung, segmentat, pe care Jefferies îl interpretează drept coadă. Reconstituirea calcicordatelor include deschideri faringiene (după Jefferies), un posibil notocord, creier segmentat, nervi cranieni, o coadă musculară și alte structuri specifice cordatelor. Tubul digestiv, în formă de U, avea ambele deschideri, gura și anusul, situate antero-ventral, una lângă alta. În jurul gurii este posibil să fi existat o coroană de tentacule, specifică organismelor microfage. La exterior, corpul era acoperit de plăcuțe scheletice calcaroase (calcit ca la echinoderme și nu os ca la vertebrate). Grupul calcicordatelor s-ar fi individualizat, în filogeneză, înainte de apariția urocordatelor și a cefalocordatelor.

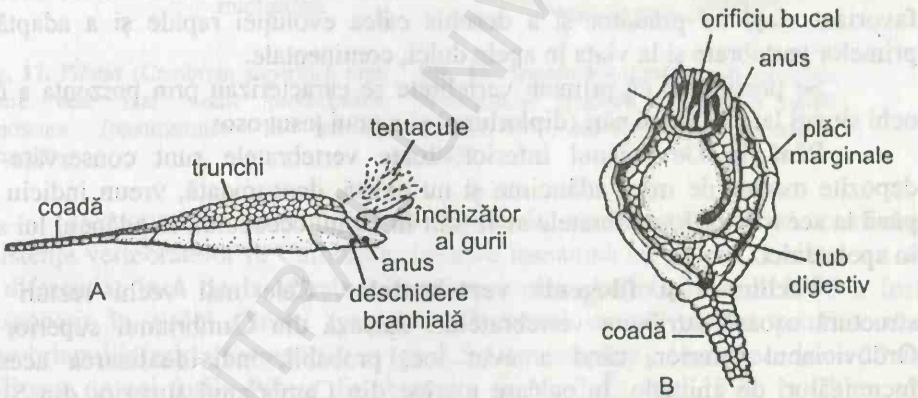


Fig. 16. Calcichordata. *Cyrocystis platessa* (Cambrian mediu). A – vedere laterală; B – vedere ventrală (după L. Kämpfe, 1985).

Fiecare dintre aceste ipoteze se bazează pe argumente diverse: embriologice, de biologie moleculară, histologice, paleontologice, tehnici moderne de clasificare. Nu s-a ajuns la un consens în această problemă atât de complexă, dar majoritatea autorilor preferă să încline în favoarea ipotezei originii pedomorfice a vertebratelor, având în vedere faptul că acest fenomen constituie o cale adaptativă întâlnită și la unele organisme actuale și, este foarte posibil, să reprezinte o cale de speciație.

Mediul primelor vertebrate. Tranziția între cordatele nevertebrate și vertebrate s-a realizat, aproape cu siguranță, în mediul marin, în apele de mică adâncime din apropierea țărmului. Toate resturile fosile ale primelor vertebrate aparțin domeniului marin. În acest mediu litoral, oscilațiile de salinitate au favorizat apariția structurilor exoscheletice cu rol de barieră în calea acestor oscilații. Primele vertebrate erau animale filtratoare, relativ mici, cu corpul moale, lipsite de fălci și de înotătoare perechi, dar prezentând creier, organe de simț specializate pentru miros, văz, echilibru și structuri electrosenzoriale. Ele au folosit contracțiile musculare în locul cililor pentru deplasarea apei. Pompa musculară faringiană putea mișca mai multă apă decât cilii, fapt care a condus la realizarea unor mărimi corporale superioare comparativ cu nevertebratele sau protocordatele. Mărimea primelor vertebrate a fost sub 20 cm lungime, dar aceasta reprezenta o talie considerabilă față de media taliei nevertebratelor.

Dezvoltarea musculaturii segmentare la nivelul trunchiului a permis perfecționarea înotului și a calității de filtrator activ și apoi de prădător activ la suprafața mării. Adultul prădător este posibil să fi avut un stadiu larvar cu hrănire filtratorie (ca mormolocii de broască). Dezvoltarea scheletului osos a favorizat viața de prădător și a deschis calea evoluției rapide și a adaptării primelor vertebrate și la viața în apele dulci, continentale.

Se presupune că primele vertebrate se caracterizau prin prezența a doi ochi situați lateral, două nări (diplorhine) și a unui țesut osos.

Până în Devonianul inferior, toate vertebratele sunt conservate în depozite marine de mică adâncime și nu există, deocamdată, vreun indiciu că până la această dată vertebratele ar fi trăit în largul oceanului, în adâncul lui sau în apele dulci.

Vechimea și filogenia vertebratelor. Cele mai vechi resturi cu structură osoasă, atribuite vertebratelor, datează din Cambrianul superior și Ordovicianul inferior, când a avut loc, probabil, individualizarea acestei încrengături de animale. În calcare marine din Cambrianul superior din SUA (nord-estul statului Wyoming) au fost descoperite fragmente osoase de 1,5 mm lungime din carapacea unor agnate atribuite genului *Anatolepis*, gen cunoscut deja din Ordovicianul Americii de Nord. *Anatolepis* este cel mai vechi vertebrat cunoscut (520–505 milioane ani). Micile fragmente de os atribuite acestui gen conțin apatită (fosfat de calciu) iar în 1996 s-a pus în evidență prezența dentinei, o formă de apatită specifică vertebratelor.

În anul 1977 a fost descoperit în centrul Australiei cel mai vechi agnat conservat în întregime și datând din Ordovicianul inferior, care a fost numit *Arandaspis* (Fig. 18). Acesta avea corpul fusiform, de 13-14 cm lungime, cu jumătatea anterioară acoperită de o carapace osoasă pe marginile căreia se deschideau circa 10 orificii branhiale; jumătatea posterioară a corpului, protejată

de solzi dispuşi în şiruri oblice, se termina cu o coadă simetrică. O formă asemănătoare este *Astraspis,* care provine din Ordovicianul Munţilor Stâncoşi (America de Nord).

Descoperirea protocordatului *Pikaia* (Fig. 17) în şisturile de la Burgess (Canada) coboară vechimea strămoşilor vertebratelor la 505 milioane ani (Cambrian superior). *Pikaia* se aseamănă cu cefalocordatul actual *Branchiostoma (Amphioxus).* Impresiunea acestui organism de 5 cm lungime, considerată iniţial ca aparţinând unui polichet, relevă o musculatură bilaterală dispusă în miotoame şi un ax dorsal ce ar reprezenta notocordul. Anterior, prezintă două tentacule şi o zonă faringiană cu branhii interne, asemenea cordatelor.

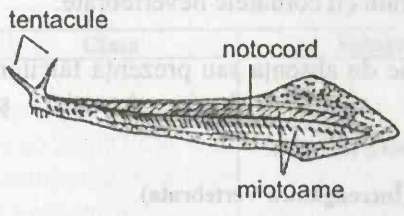


Fig. 17. ***Pikaia*** (Cambrian superior), unul dintre cele mai vechi protocordate cunoscute (reconstituire în mărime naturală).

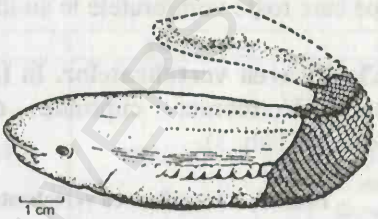


Fig. 18. ***Arandaspis*** (Ordovician inferior); reconstituire generală a corpului (după Ritchie, 1977, din E. Hanganu şi colab., 1983).

Descoperirile paleontologice făcute în ultimii ani vin să confirme existenţa vertebratelor în Cambrian, ceea ce înseamnă că grupul cordatelor s-ar fi diferenţiat încă de la sfârşitul Proterozoicului. Astfel, în anul 1995 a fost descoperit în sudul Chinei (provincia Yunnan) un alt cordat primitiv din Cambrianul inferior, *Yunnanozoon* (de 2,5-4 cm lungime), care precede cu 20 de milioane de ani fosila *Pikaia* din America de Nord. În anul 1999, în China, au fost făcute alte descoperiri senzaţionale de cordate (posibile vertebrate), având vechimea de 530 milioane ani (Cambrian inferior): *Haihouichthys, Haikouella* şi *Myllokummingia.* Toate aceste fosile au dimensiuni de 2,5-3 cm, cu aspect pisciform, lipsite de solzi. Capul, fără fălci, este urmat de o serie de pungi branhiale. Trunchiul prezintă o musculatură segmentară, dispusă în miomere ataşate la notocord, o înotătoare dorsală şi o pereche de înotătoare ventrolaterale (care nu există însă la agnatele actuale). Dintre aceste forme, organizarea cea mai avansată o are *Haihouichthys,* la care branhiile aveau suporturi mai dezvoltate iar craniul era întărit prin cartilaje. Această formă nu este prea îndepărtată filogenetic de strămoşul comun al petromyzonilor şi al gnatostomatelor. Un gen mai apropiat de petromyzoni pare a fi *Myllokummingia.*

Faringele de la *Haikouella* şi *Yunnanozoon* prezintă dinţi conici care ar putea fi precursorii conodontelor.

Conodontele sunt denticuli cu aspect pectinat (Fig. 29 A-D), de dimensiuni în general mai mici de 1 mm, formaţi din fosfat de calciu, foarte abundente în perioada 510-220 milioane ani (Cambrian-Triasic); s-a stabilit că ele sunt dinţi faringieni ce au aparţinut unor agnate primitive. Din aceste fapte, se poate deduce că în Cambrian cordatele, chiar vertebratele, erau destul de bine diferenţiate dar resturile lor fosile sunt precare.

Relaţiile filogenetice ale primelor vertebrate cu celelalte cordate sunt încă divers interpretate. Prezenţa notocordului, a tubului nervos dorsal, a perforaţiilor faringiene, a musculaturii segmentare şi a unei cozi postanale, sunt trăsături pe care toate vertebratele le au în comun cu cordatele nevertebrate.

Clasificarea vertebratelor. În funcţie de absenţa sau prezenţa fălcilor, încrengătura Vertebrata cuprinde două subîncrengături: Agnatha şi Gnathostomata (Tab. 3).

Tabelul 3. Clasificarea vertebratelor (Încrengătura Vertebrata)

Subîncrengătura	Supraclasa	Clasa	Subclasa
AGNATHA		Ostracodermata	Conodonta
			Pteraspidomorpha
			Cephalaspidomorpha
		Cyclostomata	
GNATHOSTOMATA	PISCES	Placodermi	
		Chondrichthyes	Elasmobranchii
			Holocephali
		Acanthodii	
		Osteichthyes	Actinopterygii
			Sarcopterygii
	TETRAPODA	Amphibia	Labyrinthodontia
			Lepospondyli
			Lissamphibia
		Reptilia	Anapsida
			Diapsida
			Synapsida
		Aves	Archaeornithes
			Metornithes
		Mammalia	Eotheria
			Prototheria
			Allotheria
			Theria

Subîncrengătura AGNATHA

Cuprinde vertebratele cele mai primitive, lipsite de fălci şi dinţi, cu sau fără înotătoare perechi (acestea sunt prezente numai la unele forme fosile). Primii reprezentanţi, cunoscuţi din Paleozoicul inferior, aveau un exoschelet bine dezvoltat, motiv pentru care au fost denumiţi *ostracodermi* (gr. *ostracon* – cochilie, carapace; *derma* – piele). Agnatele actuale, specializate şi lipsite de schelet dermic, cu deschiderea bucală de formă circulară, sunt numite *ciclostomi.* Agnatele primitive ipotetice aveau două deschideri nazale ventrale, condiţie pe care gnatostomatele şi unii ostracodermi au păstrat-o, dar nu şi ciclostomii.

Tabelul 4. Clasificarea agnatelor prezentate în text (Subîncrengătura Agnatha)

Clasa	Subclasa	Ordinul	Genul
OSTRACODERMATA	PTERASPIDOMORPHA	Heterostraci	*Pteraspis, Drepanaspis Poraspis, Cyathaspis, Anglaspis Sacabambaspis*
		Thelodonti	*Thelodus, Phlebolepis*
	CEPHALASPIDOMORPHA	Osteostraci	*Cephalaspis, Hemicyclaspis, Jaymoytius, Endeiolepis*
		Galeaspida	*Galeaspis*
		Anaspida	*Pharyngolepis, Birkenia*
	CONODONTA		*Clydagnathus*
CYCLOSTOMATA		Myxiniformes	*Myxinikela, Myxine*
		Petromyzontiformes	*Mayomyzon, Hardistiella, Petromyzon*

Clasificarea agnatelor. Împărţirea agnatelor în „ciclostomi" (formele actuale) şi „ostracodermi" (formele fosile paleozoice şi cu schelet extern) nu mai corespunde cu relaţiile filogenetice, cunoscute în prezent, dintre diferitele grupe de agnate. Din reprezentarea filogeniei agnatelor reiese clar că formele actuale Myxinoidea şi Petromyzontiformes nu sunt înrudite şi au afinităţi cu diferite grupe de ostracodermi. Mai mult, Myxinoidea s-a dovedit a fi cel mai primitiv grup de vertebrate şi ar putea reprezenta o clasă aparte. Termenul de „ostracodermi" nu mai reprezintă deci un grup evolutiv monofiletic, după cum nici termenul „ciclostomi". Ciclostomii au fost consideraţi iniţial monofiletici pe baza unor caractere absente („negative"): absenţa înotătoarelor perechi, a fălcilor, coastelor, absenţa osificării, a musculaturii înotătoarelor şi altele

de anatomie internă găsite la gnatostomate. Am reţinut însă aceste noţiuni din motive didactice, deoarece în clasificarea zoologică nu se va renunţa la „Clasa Cyclostomata" iar în cadrul ostracodermilor pot apărea schimbări pe măsură ce se acumulează noi date. Mai nou, conodontele, care figurau în clasificări cu menţiunea *incertae sedis* printre vertebrate, sunt catalogate ca vertebrate agnate şi au primit rangul de subclasă. Raporturile filogenetice dintre diferitele grupe de agnate pot fi apreciate pe baza arborelui filogenetic prezentat în figura 29.

Clasa OSTRACODERMATA

Cuprinde agnate exclusiv paleozoice, cu o înfăţişare asemănătoare peştilor şi înzestrate cu un exoschelet dezvoltat, format din *plăci osoase dermice*. Scheletul intern era cartilaginos, neosificat, cu notocordul persistent tot timpul vieţii. Vertebrele nu sunt încă apărute. Ostracodermii aveau lungimi de la aproape 10 cm, la majoritatea speciilor, la peste 50 cm la câteva forme. Agnatele sunt atestate paleontologic în intervalul Ordovician inferior-Devonian superior. Dar, aşa cum s-a arătat mai sus, recentele descoperiri de cordate din China, ca şi stabilirea apartenenţei conodontelor, dovedesc prezenţa agnatelor în Cambrian. Apariţia concomitentă a mai multe grupe de ostracodermi, fiecare cu un model deosebit al armurii dermice, indică o lungă evoluţie a vertebratelor fără schelet osos dezvoltat.

Ostracodermii erau specii eurihaline, trăind în ape marine, salmastre sau dulci, majoritatea fiind specii bentonice. Formaţiunile exoscheletice protectoare aveau mai ales rolul de a reduce schimburile osmotice dintre corp şi apele cu salinităţi diferite.

Clasificare. În funcţie de prezenţa a una sau două narine, ostracodermii se împart în două subclase: Pteraspidomorpha şi Cephalaspidomorpha (Tab. 4). La acestea se ataşează şi grupul Conodonta, multă vreme incert, care a primit valoare de subclasă.

Subclasa Pteraspidomorpha (Diplorhini)

Cuprinde ostracodermi cu două deschideri nazale (*diplorhini*). Ţesutul osos nu are o structură celulară (nu conţine lacune pentru celulele osoase). Înotătoarele perechi lipsesc. Pteraspidomorfele se clasifică în două ordine: Heterostraci şi Thelodonti.

Ordinul Heterostraci

Reprezintă grupul cel mai numeros al ostracodermilor, cu cea mai îndelungată existenţă, Ordovician inferior-Devonian superior, resturi osoase

fragmentare atribuite armurii heterostracilor fiind cunoscute încă din Cambrianul superior. Impresiuni ale interiorului plăcii dorsale sugerează faptul că creierul avea doi lobi olfactivi separați; deoarece se presupune că aceştia erau în legătură cu două deschideri nazale separate, heterostracii au fost numiți şi *diplorhini* (gr. *diplos* – doi; *rhinos* – nară). Plăcile osoase sunt compuse din trei straturi distincte: dentină, la exterior, țesut spongois acelular şi țesut osos lamelar, la interior.

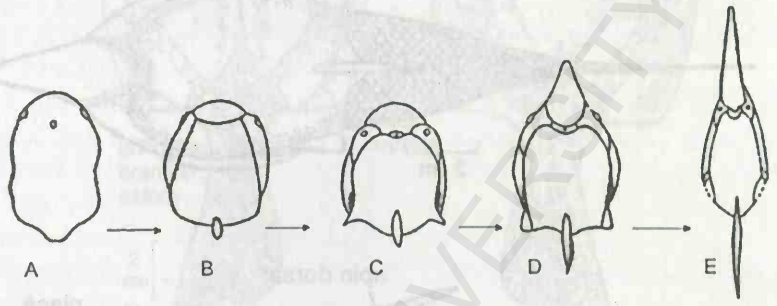


Fig. 19. Heterostraci. Armura scheletică ilustrând tendința evolutivă de creştere a mobilității prin diferențierea plăcilor osoase (după Heintz, din A. S. Romer, 1966). A – *Poraspis*; B – *Cyathaspis*; C – *Anglaspis*; D – *Pteraspis dunensis*; E – *Pteraspis rostralis*.

Talia lor varia de la 10 cm la 2 m. Capul şi partea anterioară a trunchiului erau închise complet într-o cuirasă formată din plăci osoase articulate între ele. La unele genuri aceste plăci se întindeau până la anus. La genurile primitive (*Poraspis,* Silurian superior-Devonian inferior), armura osoasă era formată din două plăci mari, una dorsală şi alta ventrală. Cu timpul, evoluția s-a desfăşurat în direcția creşterii mobilității armurii prin diferențierea plăcilor osoase (Fig. 19). Astfel, la genul *Pteraspis,* din Devonianul inferior şi mediu, plăcile prezintă o funcționalitate maximă prin diferențierea a mai multe plăci mici (din plăcile mari) pe laturile armurii. Comprimarea în plan sagital a plăcii dorsale şi a plăcii ventrale, precum şi dezvoltarea unei plăci rostrale alungite şi a unui spin dorsal conferă corpului proprietăți hidrodinamice. Jumătatea posterioară a corpului era acoperită cu solzi mici, rombici iar codala era heterocercă. Heterostracii duceau viață bentonică în ape dulci, delte şi mări.

Pteraspis (Fig. 20) (Silurian superior-Devonian inferior). Avea corpul fusiform, de 18 cm lungime; prezenta orificiu pineal. Ducea viață marină, fiind bun înotător.

Drepanaspis (Fig. 21) (Devonian inferior). Avea corpul mult comprimat dorso-ventral, asemenea rajiformelor actuale. Pe partea dorsală, discul dorsal este mărginit de numeroase plăcuțe poligonale dispuse în mozaic; în mod

asemănător sunt dispuse plăcuțele în jurul plăcii ventrale, mai mare. Ducea viață marină, bentonică.

Dintre heterostraci fac parte cei mai vechi ostracodermi: *Arandaspis* (Ordovician inferior, Australia) (Fig. 18) și *Sacabambaspis* (Ordovician superior, Bolivia).

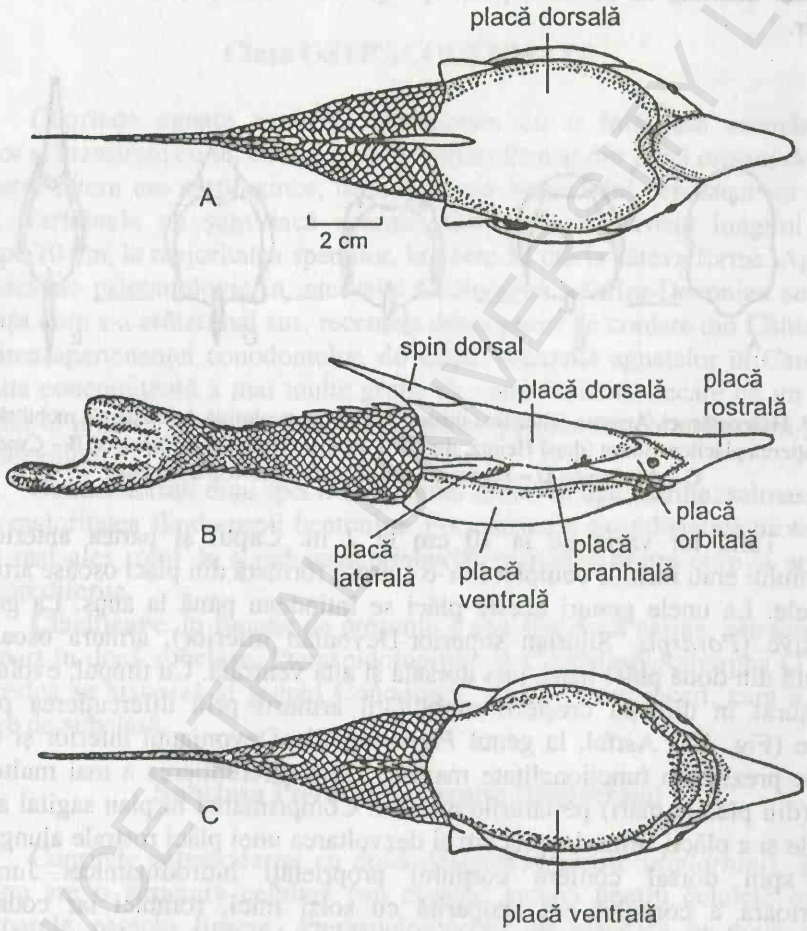


Fig. 20. ***Pteraspis rostratus.*** A – vedere dorsală; B – vedere laterală; C – vedere ventrală (după Z. Feider și colab., 1967).

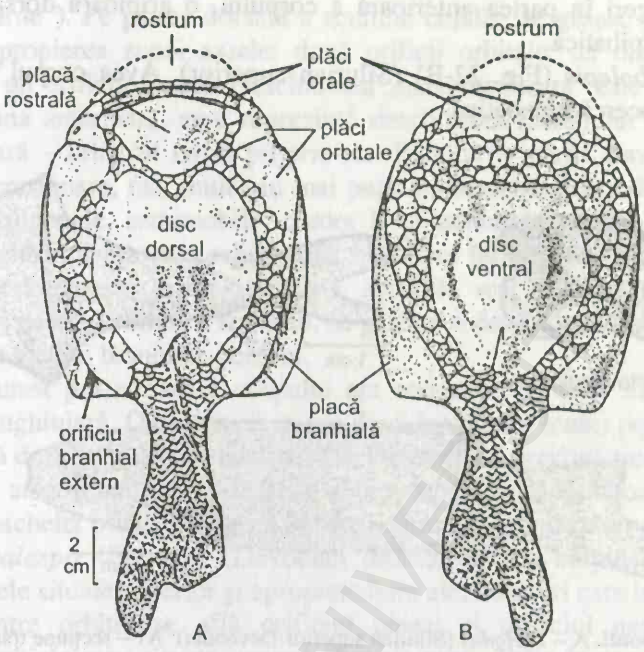


Fig. 21. ***Drepanaspis gemuedensis*** **(Devonian inferior);** reconstituirea corpului în vedere dorsală (A) şi ventrală (B) (după Obrucev, 1943, din E. Hanganu şi colab., 1983).

Ordinul Thelodonti (Coelolepida)

Cuprinde ostracodermi cu corpul turtit dorso-ventral, mai rar fusiform, de 10-20 cm lungime, acoperit în întregime cu solzi neimbricaţi, cu aspect de ţepi (gr. *thelo* – proeminenţă; *odontos* – dinte) de formă conică. Solzii prezintă o cavitate pulpară la interior (Fig. 22-A1) acoperită de dentină ce aminteşte de solzii placoizi ai rechinilor, de unde şi numele de *Coelolepida* (gr. *coelos* – cavitate; *lepis* – solz). Orbitele sunt situate lateral. Codala este heterocercă, hipocercă. Acest ordin cuprinde cel mai restrâns grup de ostracodermi, fiind cunoscute numai şase genuri din intervalul Silurian mediu-Devonian inferior.

Thelodonţii duceau viaţă bentonică, probabil în ape dulci sau în mări, în apropierea locului de vărsare a fluviilor. Se puteau hrăni, ca şi heterostracii, prin luarea depunerilor organice prin sucţiune musculară.

Thelodus (Fig. 22-A) (Silurian superior). Are corpul turtit dorso-ventral, de 7-20 cm lungime, acoperit pe toată suprafaţa, spre deosebire de celelalte genuri, cu granule osoase. Prezintă o pereche de înotătoare pectorale, sub forma

unor răsfrângeri în partea anterioară a corpului, o aripioară dorsală şi codala heterocercă epibatică.

Phlebolepis (Fig. 22-B) (Silurian superior). Avea corpul fusiform, cu codala heterocercă hipobatică.

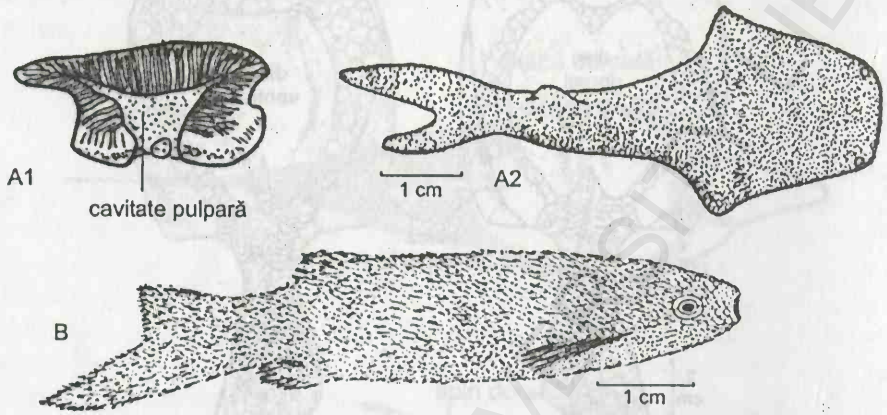


Fig. 22. Thelodonti. A – *Thelodus* (Silurian superior-Devonian): A1 – secţiune transversală printr-un solz în care se vede cavitatea pulpară; A2 – aspectul general al corpului; B – *Phlebolepis* (Silurian superior), reconstituirea corpului în vedere laterală (A1 după R. Carroll, 1988; A2 după L. Davitaşvili, 1956; B după Ritchie, din E. Hanganu şi colab., 1983).

Subclasa Cephalaspidomorpha (Monorhini)

Marea majoritate a acestor ostracodermi prezintă o singură deschidere nazală mediană (*monorhini*), asemănătoare cu cea de la petromizoni. Plăcile osoase dermice au o structură celulară (prezintă lacune ale celulelor ososе). Prezintă înotătoare pectorale perechi, dezvoltate din expansiunea unei plăci laterale cu structură musculară. Înotătoarele neperechi prezintă şi ele o structură musculară. Coada este heterocercă, epibatică. Sunt cuprinşi în trei ordine mai importante: Osteostraci, Galeaspida şi Anaspida.

Ordinul Osteostraci

Cuprinde ostracodermi cunoscuţi din intervalul Silurian-Devonian inferior. Capul şi partea anterioară a trunchiului erau acoperite, dorsal şi ventral, de un scut osos unic numit *scut cefalic*, prelungit lateral şi posterior prin două

apofize („coarne"). Pe partea dorsală a scutului cefalic, se găsesc patru orificii grupate în apropierea zonei axiale: două orificii orbitale, un orificiu „nazo-hipofizar" şi un orificiu pineal. Deschiderea „nazo-hipifizară" este formată din două părţi: una anterioară, care reprezintă deschiderea orificiului hipofizei, şi alta posterioară – orificiul nazal propriu-zis. Pe laturile părţii dorsale se aflau suprafeţe depresionare, mai mult sau mai puţin extinse, acoperite de un mozaic de plăcuţe poligonale, semimobile, cărora li se atribuie funcţiile unor organe senzoriale (pentru menţinerea echilibrului în timpul înotului). Partea mediană a scutului se prelungeşte printr-o creastă ascuţită, mai mult sau mai puţin dezvoltată. Pe partea ventrală a scutului, se găseşte o deschidere orală, mărginită de numeroase orificii branhiale perechi.

Regiunea posterioară a corpului era acoperită cu solzi mari osoşi de formă dreptunghiulară. Osteostracii aveau două înotătoare (cute) pectorale (Fig. 23), una-două dorsale şi codala heterocercă. Osteostracii prezintă trei trăsături de progres, care au evoluat însă independent la gnatostomate: înotătoare pectorale perechi, endoschelet osificat, oase cu lacune pentru celulele osoase.

Cephalaspis (Fig. 24) (Devonian inferior). Avea corpul turtit dorso-ventral, orbitele situate superior şi apropiate între ele, trăsături care indică o viaţă bentonică. Între orbite, se află orificiul pineal şi orificiul nazo-hipofizar. Orificiile branhiale erau situate ventral, înapoia gurii. Trăia în ape salmastre şi dulci.

Ordinul Galeaspida

Acest grup de ostracodermi a fost semnalat numai în sedimente ale intervalului Silurian inferior-Devonian inferior din China. Cele aproape 40 de specii cunoscute se aseamănă cu osteostracii prin următoarele caractere principale: prezintă un scut osos cefalic mare (gr. *gale* – *coif*; *aspis* – scut) (Fig. 25), gros, turtit dorso-ventral, care cuprinde creierul şi urechea internă, cutia craniană bine osificată endochondral, două canale semicirculare verticale (lipseşte canalul semicircular orizontal), precum şi suprafaţa ventrală a carapacei constituită dintr-un mozaic de plăci mici, dispuse între deschiderile branhiale, numeroase.

În mod surprinzător însă, galeaspidele prezintă *o pereche de saci nazali* care erau asociaţi cu o cavitate mediană, nazo-hipofizară. Spre deosebire de cephalaspide, galeaspidele nu prezintă aripioare perechi. Un exemplu este genul *Galeaspis* din Devonianul inferior.

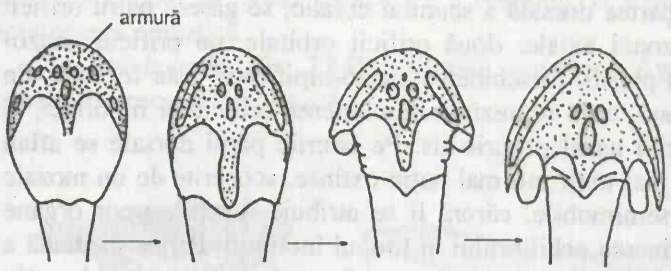


Fig. 23. Osteostraci. Reprezentare schematică a extinderii progresive a armurii dermice şi a dezvoltării înotătoarelor pectorale (după Westoll, 1958, din R. Carroll, 1988).

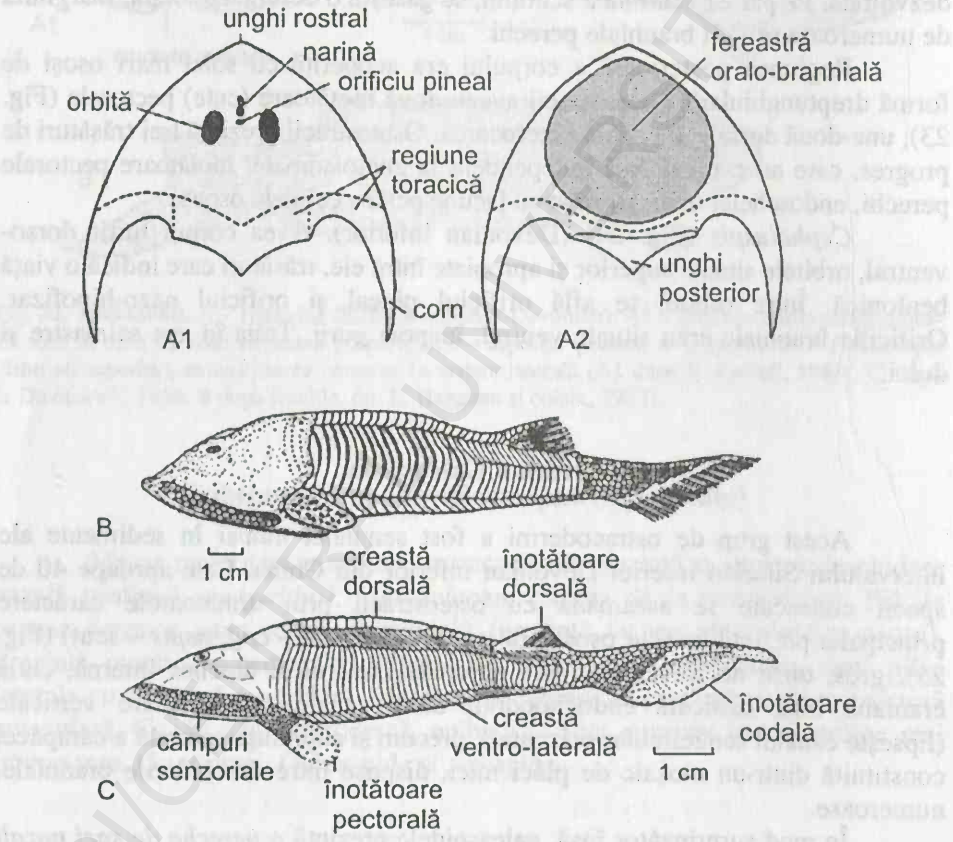


Fig. 24. Osteostraci. A – scutul cefalic la *Cephalaspis* în vedere dorsală (A1) şi ventrală (A2); B – *Cephalaspis* – corpul în vedere laterală; C – *Hemicyclaspis murchisoni* (Devonian inferior) – corpul în vedere laterală (A după Lehman, din J. Piveteau, 1964; B din Z. Feider şi colab., 1967; C după Heberer, 1967, din L. Kämpfe, 1985).

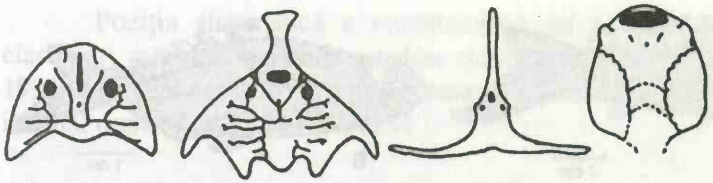


Fig. 25. Galeaspida. Tipuri diverse de armură cefalică (după Janvier, 1984, din M. Benton, 2000).

Ordinul Anaspida

Cuprinde ostracodermi cu corpul fusiform sau comprimat lateral, de talie mică. Scutul cefalic este alcătuit dintr-un ansamblu de plăcuțe independente (Fig. 26-A1). El prezintă cele patru orificii comune și la osteostraci: două orificii orbitale, un orificiu „nazo-hipofizar" și un orificiu pineal. Restul corpului era acoperit cu rânduri de plăci osoase (sau solzi) mici, înguste slab dezvoltate. Codala hipocercă. Se cunosc din intervalul Silurian mediu-Devonian.

Pharyngolepis (= *Pterolepis*) (Devonian inferior), de 20 cm lungime, are regiunea cefalică acoperită cu numeroase plăcuțe și solzi dispuse neregulat (Fig. 26-A1); solzii de pe trunchi sunt alungiți și dispuși regulat în numeroase șiruri (Fig. 26-A2). Există un spin pectoral, un spin anal și două înotătoare pectorale în poziție ventrală; codala este heterocercă hipobatică.

Birkenia (Fig. 26-B) (Silurian mediu-Devonian inferior). Este o formă nectonică, de 5-9 cm lungime, cu orbitele situate lateral. Orificiile branhiale erau situate lateral și posterior capului. Posedă ochi pineal și un singur orificiu olfactiv. Tot corpul era acoperit de plăcuțe oblice, ca niște solzi, dispuse în câte patru șiruri pe fiecare parte a corpului. Pe linia medio-ventrală a corpului se dispunea un șir de solzi mai mari, ascuțiți, ținând loc de înotătoare dorsală. În apropierea anusului, ventral, se găsește și o aripioară anală.

La unele genuri, formațiunile exoscheletice lipseau aproape complet (*Jaymoytius* (Fig. 26-C) din Silurianul mediu și *Endeiolepis*, din Devonianul superior).

Distribuție stratigrafică. Ostracodermii au apărut în Cambrianul superior. Până la începutul Silurianului resturile lor sunt rare. În intervalul Silurian superior-Devonian ating maximul de dezvoltare iar la sfârșitul Devonianului dispar. Cauza dispariției ostracodermilor ar putea fi dezvoltarea gigantostraceilor și mai ales a peștilor, care erau prevăzuți cu maxilare și erau înotători mai buni.

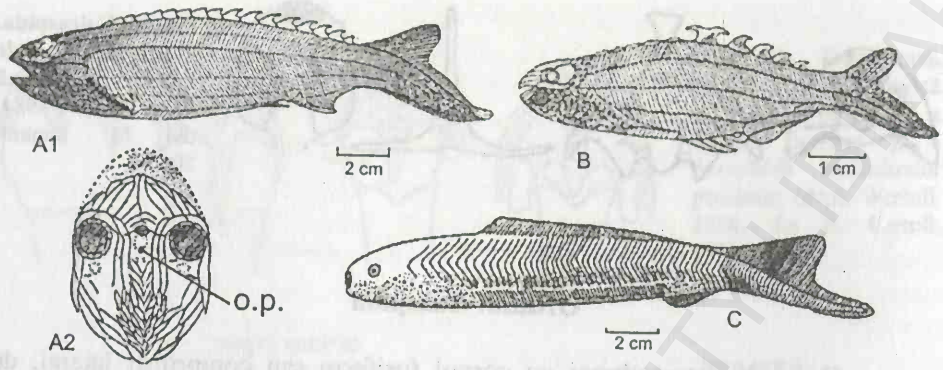


Fig. 26. Anaspida. A – *Pharyngolepis* (=*Pterolepis*, Silurian superior): A1: corpul văzut lateral; A2 – scutul cefalic la *Ph. Nitidus*; B – *Birkenia* (Silurian superior); C – *Jaymoytius* (reconstituire) – un anaspid lipsit de schelet dermic (A1 după Kiaer, din A. S. Romer, 1959; A2 după Kiaer, din J. Piveteau, 1964; C – după Ritchie, din Halstead, 1969); o. p. – orificiu pineal.

Subclasa CONODONTA

Sub acest termen, care a primit şi diferite valori sistematice, sunt clasificate *conodontele*, denticuli microscopici pectinaţi (Fig. 27 A-D), alcătuiţi din fosfat de calciu. Conodontele au fost descoperite începând din 1856 şi sunt cunoscute în intervalul de timp Cambrian-Triasic, când sunt abundente şi prezintă importanţă stratigrafică. Conodontele au diferite forme şi, în majoritatea cazurilor, dimensiuni mai mici de 1 mm. Majoritatea conodontelor au o structură asemănătoare dinţilor, cu un miez intern, ce pare a fi format din osteocite (os dermic celular), şi un strat extern, cu aspect lamelar, ce se aseamănă cu smalţul de la vertebrate. O problemă care rămâne nerezolvată este aceea că nu s-a pus în evidenţă dentina, care are o prezenţă universală la vertebrate şi care este considerată cel mai primitiv ţesut dur al vertebratelor.

În depozite aparţinând Carboniferului inferior din Scoţia, s-au descoperit fosile ale unor organisme asemănătoare unor ţipari, de 4 cm lungime, care prezentau un set de conodonte la extremitatea anterioară a corpului. Aceste animale numite *Clydagnathus*, prezintă trăsături tipice cordatelor: corp turtit lateral, terminat cu o înotătoare în formă de V şi prevăzut cu o pereche de ochi mari; musculatura este dispusă segmentar; dorsal, o vagă linie dreaptă pare să indice notocordul (Fig. 27-E). Se consideră, în general, că aceste structuri „problematice" – conodontele – reprezintă dinţii faringieni ai unor grupe de agnate fosile.

Poziția sistematică a conodontelor nu se cunoaște cu siguranță. În clasificări mai noi, bazate pe analiza cladistică (Forey și Janvier, 1993; Forey, 1995; Aldridge *et al*, 1993), conodontele constituie o ramură de agnate desprinsă imediat după Myxinoidea (Fig. 29).

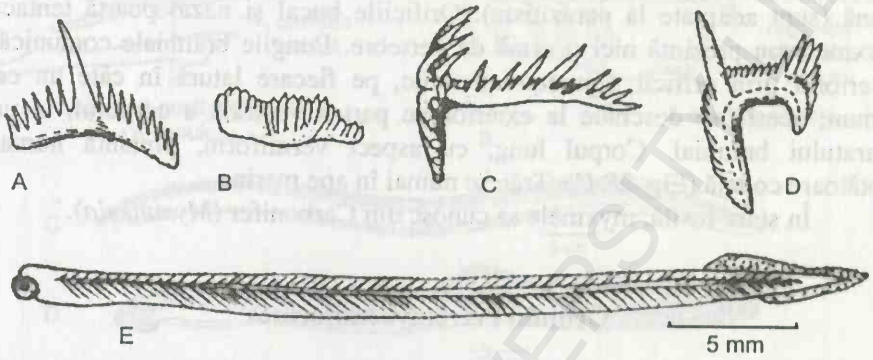


Fig. 27. Conodonta. A–D: conodonte din Devonianul superior: A – *Prioniodina*; B – *Spathognathodus*; C – *Roundya*; D – *Falcodus*; E – reconstituirea conodontocordatului *Clydagnathus*, Carbonifer inferior (A-D din E. Hanganu și colab., 1983; E după M. A. Purnell, din M. Benton, 2000).

Clasa CYCLOSTOMATA

Cuprinde agnate actuale, prădătoare sau semiparazite, cu corp cilindric, alungit. Ele se deosebesc de agnatele fosile paleozoice prin următoarele trăsături principale: absența totală a țesutului osos și a solzilor, absența înotătoarelor perechi, absența canalului semicircular orizontal din urechea internă. Scheletul axial este reprezentat de notocord, persistent și în stadiul adult. Craniul, cartilaginos, este incomplet, lipsind regiunea occipitală (*paleocraniate*). Prezintă o singură deschidere nazală (nazohipofizară), situată median (*monorhine*). Gura este susținută de un cartilaj inelar. Pâlnia bucală este prevăzută cu numeroși dinți cornoși numiți *odontoizi* (dinții adevărați lipsesc). Scheletul intern este reprezentat de notocord, persistent tot timpul vieții. Branhiile (6-15 perechi) sunt de origine *endodermică* și sunt dispuse în pungi branhiale (marsipobranhii), care comunică cu exteriorul prin orificii branhiale. Ciclostomii se cunosc în stare fosilă din Carbonifer. În clasificarea zoologică ei sunt cuprinși în două ordine: Myxiniformes și Petromyzontiformes.

Ordinul Myxiniformes

La myxine, deschiderea nazo-hipofizară este situată anterior şi se continuă cu un duct nazo-palatin care comunică cu faringele (Fig. 28-A). Acest duct permite apei să intre în pungile branhiale atunci când gura este fixată pe hrană (sunt adaptate la parazitism). Orificiile bucal şi nazal poartă tentacule. Myxinele nu prezintă nici o urmă de vertebre. Pungile branhiale comunică cu exteriorul prin orificii separate sau unite, pe fiecare latură în câte un canal comun; acesta se deschide la exterior pe partea ventrală a corpului, în urma aparatului branhial. Corpul lung, cu aspect vermiform, prezintă numai o înotătoare codală (Fig. 28-C). Trăiesc numai în ape marine.

În stare fosilă, myxinele se cunosc din Carbonifer (*Myxinikela*).

Ordinul Petromyzontiformes

La aceşti ciclostomi, deschiderea nazo-hipofizară este situată dorsal. Cavitatea nazală nu comunică cu faringele (Fig. 28-B). Pungile branhiale se deschid direct la exterior. Coloana vertebrală este reprezentată prin începuturi de arcuri neurale şi hemale cartilaginoase. Prezintă două înotătoare dorsale bine dezvoltate (Fig. 28-D). Trăiesc în ape dulci şi marine.

Petromyzonii se aseamănă prin structura cavităţii nazo-faringiene cu cefalaspidomorfele, fiind incluşi, într-o clasificare paleontologică, în această subclasă. Ei se cunosc în stare fosilă din Carbonifer (*Hardistiella, Mayomyzon,* America de Nord).

Filogenia ciclostomilor. Ciclostomii nu reprezintă un grup natural. Consideraţi în ansamblul agnatelor fosile, cu care prezintă anumite afinităţi filogenetice, ciclostomii actuali nu mai constituie o clasă aparte. Astfel, Ordinul Petromyzontiformes este inclus, pe baza unor asemănări ale craniului şi ale sistemului nervos central, în Subclasa Cephalaspidomorpha iar Ordinul Myxiniformes, prin trăsăturile sale particulare, constituie o grupă cu poziţie incertă (Agnatha *incertae sedis*), care probabil s-a desprins din trunchiul primar al agnatelor (Fig. 29). Myxinele, împreună cu toate celelalte vertebrate, sunt grupate în taxonul superior *Craniata* (Janvier, 1981). Taxonul *Vertebrata* include, în sens strict, acele animale care se ştie sau se crede că prezintă cea mai simplă coloană vertebrală (formată din arcuri neurale). Având în vedere faptul că myxinele nu dezvoltă vertebre, acestea sunt craniate dar nu şi vertebrate. În acest caz, termenii *Craniata* şi *Vertebrata* nu mai au aceeaşi valoare taxonomică, cum deseori se consideră.

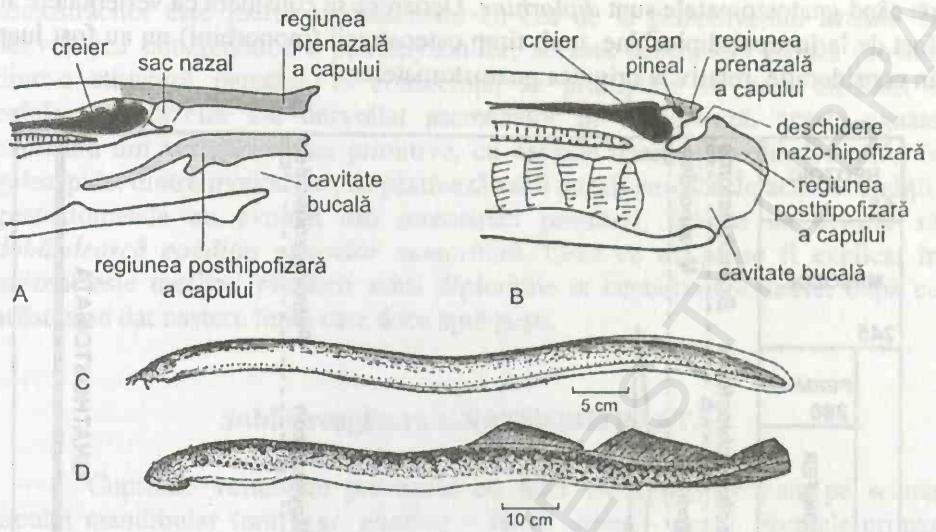


Fig. 28. Cyclostomata. A – secțiune sagitală prin regiunea cefalică la Myxiniformes; B – secțiune sagitală prin regiunea cefalică la Petromyzontiformes; C – *Myxine*, Actual; D – *Petromyzon*, Actual (A și B modificat după Heinz, 1963, din R. Carroll, 1988; C și D după Dean, din A. S. Romer, 1959).

Filogenia agnatelor. Relațiile filogenetice dintre grupele principale de ostracodermi ca și raporturile lor cu ciclostomii actuali și gnatostomatele nu sunt bine clarificate. Petromyzonii sunt apropiați de cefalaspidomorfe de tipul anaspidelor *Jaymoytius* (Silurian mediu) și *Endeiolepis* (Devonian superior), la care solzii sunt reduși sau complet dispăruți de pe corp. În acest caz, este posibil ca petromyzonii să provină din ostracodermi prin reducerea progresivă a formațiunilor exoscheletice. Originea myxinelor nu este cunoscută; ele s-ar fi desprins din trunchiul primar al vertebratelor, înainte de apariția agnatelor cu plăci osoase dermice (Fig. 29). Conodontocordatele reprezintă și ele o ramură desprinsă din stocul primar al vertebratelor.

În ceea ce privește raporturile ostracodermilor cu gnatostomatele, părerile sunt foarte diferite. Ultimele cercetări arată că osteostracii, dintre monorhine, ar fi agnatele cel mai mult apropiate de gnatostomate. Osteostracii, dintre cefalaspidomorfe, au în comun cu gnatostomatele următoarele caractere: țesut osos cu structură celulară, înotătoare perechi (pectorale) și înotătoare neperechi cu musculatură internă, codală heterocercă epibatică.

Pentru aceste trăsături comune, cefalaspidomorfele și gnatostomatele au fost incluse într-o unitate comună – Myopterygii. Deosebirea fundamentală dintre cele două grupe constă în faptul că cephalaspidomorfele sunt *monorhine,*

pe când gnatostomatele sunt *diplorhine*. Deoarece se consideră că vertebratele au fost de la început diplorhine, mult timp osteostracii (monorhini) nu au fost luați în considerație, relativ la originea gnatostomatelor.

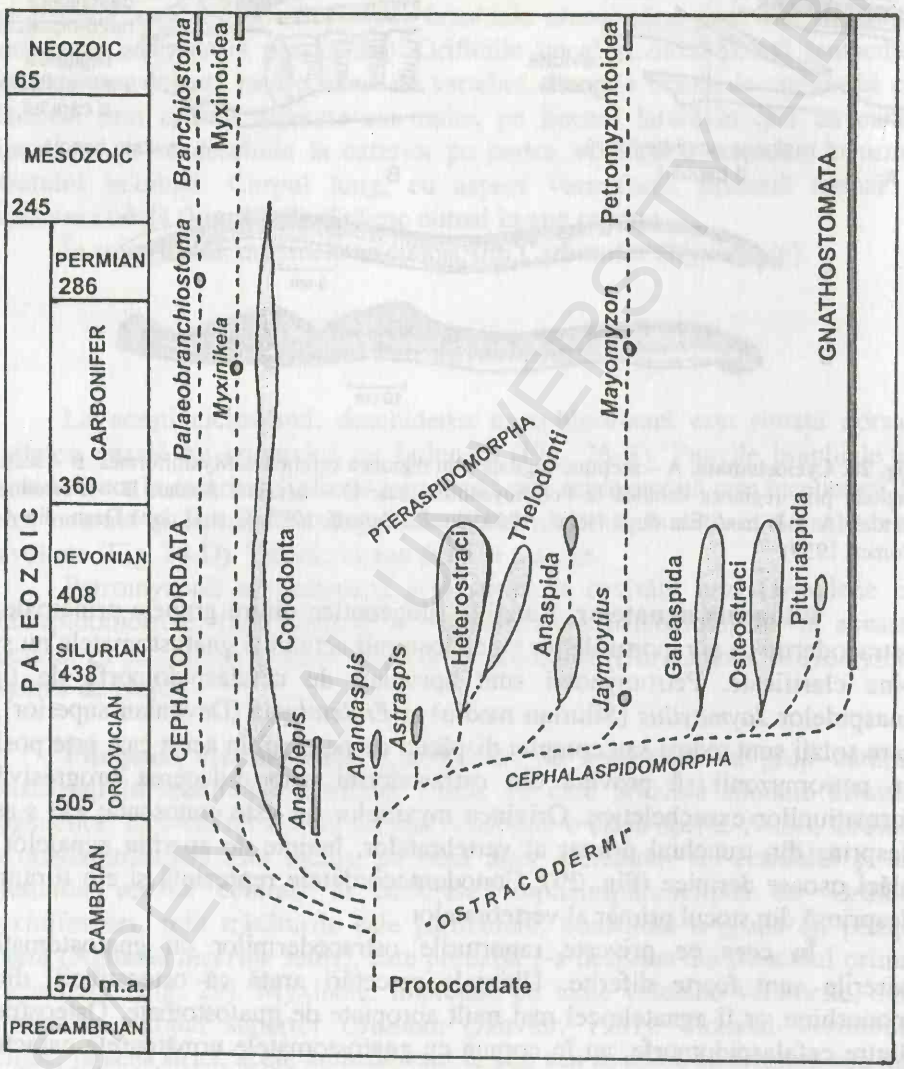


Fig. 29. Filogenia agnatelor (bazat pe R. Carroll, 1988 și M. Benton, 2000).

Noile studii au arătat, însă, că starea monorhină a osteostracilor este *secundară* (ca la toate agnatele de altfel). Deschiderea nazală mediană unică a

osteostracilor este foarte asemănătoare cu cea de la petromyzonii actuali. În dezvoltarea ontogenetică a petromyzonilor, această deschidere nazală provine dintr-o structură pereche. În consecință, se presupune că nara mediană a cefalaspidomorfelor s-a dezvoltat asemănător în ontogeneză, aceste agnate evoluând din vertebrate mai primitive, cu capsule nazale perechi. De altfel la galeaspide, dintre monorhine, se păstrează sacii nazali perechi. În aceste condiții, gnatostomatele au evoluat din osteostraci primitivi, *înainte ca aceştia să dobândească condiția secundar monorhină*. Ceea ce nu poate fi explicat în prezent este motivul pierderii stării diplorhine la cephalaspidomorfe, după ce acestea au dat naştere liniei care duce spre peşti.

Subîncrengătura GNATHOSTOMATA

Cuprinde vertebrate prevăzute cu fălci mobile, dezvoltate pe seama arcului mandibular (oral) (gr. *gnathos* – falcă; *stoma* – gură). Formele primar acvatice prezintă înotătoare perechi şi neperechi, şi branhii ectodermice iar cele terestre membre perechi pentadactile. Înotătoarele perechi îşi au originea, probabil, în pliuri ventro-laterale ale corpului asemănătoare cu metapleurele de la amfioxus.

Apariția înotătoarelor perechi este legată mai mult de echilibrarea corpului în timpul utilizării fălcilor, şi mai puțin de propulsia corpului. Un rol propulsor al înotătoarelor perechi, pe fundul apei sau pe uscat, se remarcă la sarcopterygieni – peştii din care au evoluat tetrapodele. Înotătoarele perechi ale unor ostracodermi ar putea fi structuri convergente cu cele ale gnatostomatelor; este posibil ca primele gnatostomate să nu fi avut înotătoare perechi omoloage cu cele ale agnatelor.

La peşti, primele gnatostomate, cu excepția sarcopterygienilor, sacii nazali se termină în fund de sac, însă la sarcopterygieni (cu excepția celacanților) şi la tetrapode, sacii nazali comunică cu cavitatea bucală sau cu faringele prin nări interne numite şi *coane primare*. La tetrapodele la care se formează o boltă palatină secundară (crocodilieni, sinapside, mamifere), ce separă căile aeriene de cavitatea bucală, se deschid în faringe *coane secundare*.

Gnatostomatele se cunosc din Silurianul inferior, la 100 de milioane de ani de la apariția ostracodermilor. Descoperiri recente (1996) au pus însă în evidență denticuli dermici ai unui rechin ce datează din Ordovicianul mediu.

Clasificare. Gnatostomatele sunt cuprinse în două supraclase: Pisces şi Tetrapoda.

Supraclasa PISCES

Peştii sunt gnatostomate primar acvatice care îşi petrec toată viaţa în mediul acvatic şi respiră prin branhii. Locomoţia se realizează cu ajutorul înotătoarelor perechi şi neperechi şi prin mişcările corpului. Corpul este acoperit cu solzi, de diferite tipuri, de origine dermică. Scheletul este cartilaginos sau osos.

Clasificare. Peştii sunt cuprinşi în patru clase: Placodermi, Chondrichthyes, Acanthodii şi Osteichthyes. Ordinea în care sunt prezentate aceste clase ţine cont de afinităţile filogenetice dintre ele. Placodermii vor fi trataţi primii pentru că prezintă cele mai primitive caractere de gnatostomate deşi nu sunt cei mai vechi peşti cunoscuţi în stare fosilă. Peştii cartilaginoşi (Chondrichthyes) şi peştii osoşi (Osteichthyes) au o serie de caractere comune prin care se deosebesc de placodermi: forma de satâr a palatopătratului, structura fălcilor şi modul de înlocuire a dinţilor, fapt care ar indica un strămoş comun, separat de cel al placodermilor. Acantodienii, cei mai vechi peşti cunoscuţi, prezintă afinităţi evidente cu peştii osoşi, alcătuind împreună un grup superior numit *Teleostomi*.

Clasa PLACODERMI

Placodermii sunt cele mai primitive vertebrate cu fălci; ei nu sunt strâns înrudiţi cu peştii cartilaginoşi sau cu peştii osoşi. Corpul placodermilor era acoperit în jumătatea anterioară cu *plăci osoase dermice* ce formau o armură cefalică şi o armură toracică; jumătatea posterioară a corpului era acoperită cu solzi sau era nudă. Plăcile osoase ale armurii cefalice, situate cel mai în faţă, formează un inel complet în jurul corpului ce include, întotdeauna, cel puţin o placă dorsală mediană. Armura placodermilor timpurii, din Devonianul inferior, este asemănătoare cu cea a ostracodermilor heterostraci. Majoritatea placodermilor au corpul turtit dorso-ventral, ceea ce sugerează un mod de viaţă bentonic. Toate genurile aveau înotătoare pectorale şi pelviene, dar la nici un gen nu s-a remarcat o înotătoare anală. Coada era tipic heterocercă.

Scheletul intern era *cartilaginos*, cu unele osificări la nivelul cutiei craniene, vertebrelor (arcurile neurale şi hemale) sau înotătoarelor dorsale. Elementele fălcii inferioare se articulează direct la partea inferioară a obrazului şi cutiei craniene. Unele genuri prezintă mici structuri asemănătoare dinţilor, dar majoritatea avea una sau două plăci osoase mari pe falca superioară şi o singură pereche pe cea inferioară.

Deşi prezintă numeroase trăsături găsite şi la alte gnatostomate, unele elemente de morfologie detaşează placodermii de restul gnatostomatelor. Cel mai important dintre aceste caractere este poziţia muşchilor închizători ai fălcilor. La toate celelalte gnatostomate, muşchii fălcilor se dispun la exteriorul elementului endochondral al fălcii superioare – palatopătratul. La placodermii primitivi, palatopătratul este strâns integrat cu obrazul, principala masă a musculaturii fălcilor fiind dispusă *medial* faţă de palatopătrat. Dacă această trăsătură este specifică placodermilor, în general, atunci strămoşul comun al placodermilor şi al celorlalte gnatostomate este posibil să nu fi avut o falcă funcţională iar fălcile ar fi putut evolua independent la mai multe grupe de peşti primitivi. De asemenea, arcul hioidian este distinct prin numărul elementelor componente şi aşezare.

O altă trăsătură specifică placodermilor este mobilitatea deosebită a capului. Capul era articulat mobil cu trunchiul. Această articulaţie cranio-vertebrală a permis gurii să fie deschisă mai larg decât doar prin coborârea fălcii inferioare. La unii placodermi (Arthrodiri) articulaţia cranio-vertebrală s-a dezvoltat prin lărgirea spaţiului dintre armura cefalică şi cea toracică (despicătura nucală) şi apariţia unei perechi de condili de articulare pe o placă a trunchiului, deasupra fiecărei înotătoare pectorale. Pentru a se uşura ridicarea capului, aproape toţi placodermii aveau elementele vertebrale anterioare fuzionate într-o structură compozită numită *synarcual*, care se articula prin condilii occipitali. Falca superioară prezenta, de asemenea, o articulaţie specifică. Canalele liniei laterale de la nivelul capului sunt dispuse după un model unic la peşti. Regiunea branhială era acoperită cu un opercul purtat de arcul mandibular. Spre deosebire de strămoşii peştilor moderni, placodermii nu prezentau un spiracul (fanta dintre arcul mandibular şi cel hioidian). Apa de la branhii se pare că era expulzată prin despicătura dintre plăcile craniene şi ale trunchiului. La unii placodermi, dimorfismul sexual al apendicelor pelviene arată că se făcea o fecundare internă.

Pe parcursul Devonianului se observă o reducere a suprafeţei scutului toracic, foarte dezvoltat la tipurile primitive (Fig. 30). Cea mai semnificativă reducere a exoscheletului se constată la reprezentanţii Ordinului Ptyctodontida. Astfel, la *Ctenurella* (Fig. 31-C), un ptictodont ce are aspectul chimerelor dintre peştii cartilaginoşi, plăcile cefalice sunt restrânse în jurul jumătăţii posterioare a orbitelor iar plăcile toracice se dispun într-o zonă îngustă în regiunea pectorală. Reducerea scutului toracic este corelată cu mărirea suprafeţei libere dintre cele două scuturi, ceea ce conferă o mai mare mobilitate părţii anterioare a corpului (*Dunkleosteus*). Tendinţa de regresiune a formaţiunilor exoscheletice afectează şi învelişul, în general format din solzi, al jumătăţii posterioare a corpului care devine nudă la unele genuri.

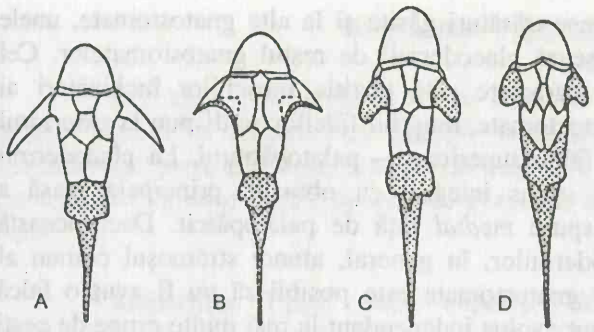


Fig. 30. Placodemi. Reducerea progresivă a scutului toracic şi a spinilor pectorali (zona albă) şi dezvoltarea cutelor membranoase (zona punctată) (vedere ventrală): A – arctolepid primitiv; B – *Phlyctaenaspis*; C – *Coccosteus*; D – *Dunkleosteus* (după Watson, din Stahl, 1974).

Placodermii au trăit, aproape toţi, în Devonian, ultimii dispărând la începutul Carboniferului. Absenţa placodermilor în depozitele antedevoniene s-ar putea explica prin faptul că strămoşii placodermilor nu ar fi avut o armură osoasă, fiind golaşi sau acoperiţi cu denticuli izolaţi, ceea ce a făcut dificilă fosilizarea şi, eventual, identificarea lor. Dacă aşa stau lucrurile, înseamnă că armura placodermilor este un caracter de specializare, apărut ulterior.

În ceea ce priveşte osificarea dermică la placodermi sunt două teorii. Prima susţine că formele primitive de placodermi aveau armuri dezvoltate, formate din plăci mari osoase iar reducerea plăcilor a fost un fenomen evolutiv derivat (Stensiö, 1963; Moy-Thomas şi Miles, 1971 *et al.*). A doua teorie susţine că, dimpotrivă, primele forme de placodermi a avut o osificare dermică slabă, reprezentată de un mozaic de mici plăci osoase dermice numite *tesserae*, lipsite de stratul bazal de os lamelar (Gross, 1963; Denison, 1975, 1983). Această osificare slabă a scheletului dermic al primilor placodermi ar explica lipsa fosilelor antedevoniene de placodermi.

Placodermii erau peşti, în general, bentonici, care au populat apele marine şi dulci. Au fost cei mai mari peşti din Paleozoic.

Clasificare. Placodermii au cunoscut o radiaţie adaptativă puternică în Devonian, două ordine fiind mai importante: Arthrodiri şi Antiarchi.

Ordinul Arthrodiri

Cuprinde majoritatea peştilor placodermi (aproape 200 genuri). Corpul era fusiform, destul de larg şi aplatizat, cu lungimi ce variază de la 20 cm la aproape 10 m lungime. Caracteristică este articulaţia dintre scutul cefalic şi cel toracic de unde li se trage numele (gr. *arthros* – articulaţie; *dira* – gât). La unele genuri avansate (*Synauchenia*), plăcile cefalice şi cele ale trunchiului erau fuzionate.

Înotătoarele pectorale sunt formate dintr-un singur articul. Plăcile cefalice prezintă şanţuri ce aparţineau sistemului senzorial al liniei laterale.

Orbitele sunt largi şi situate lateral, în partea anterioară a scutului cefalic. Plăcile dentare, în unele cazuri, erau foarte dezvoltate, indicând comportamentul de răpitor al tipurilor respective. Aveau o singură înotătoare dorsală şi codala heterocercă.

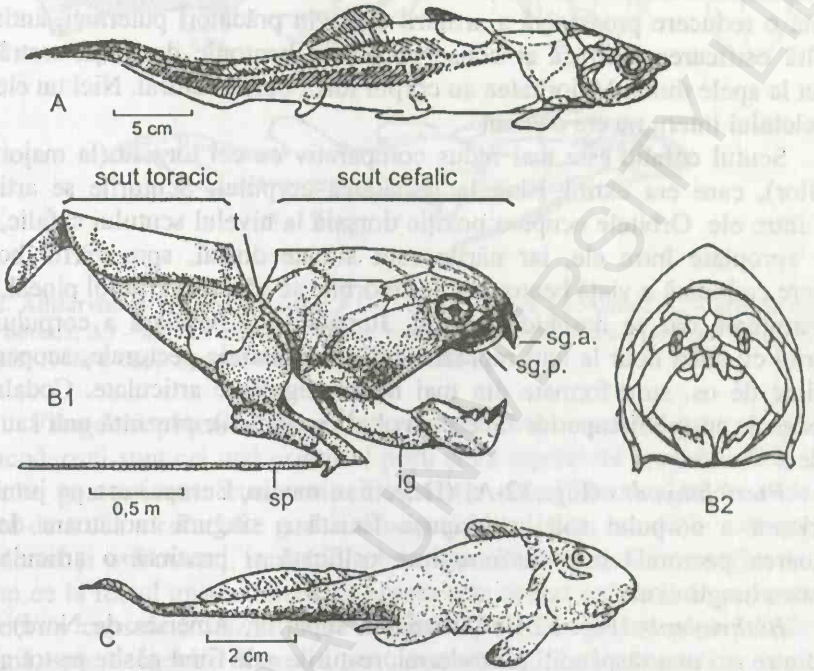


Fig. 31. Arthrodiri. A – *Coccosteus* (Devonian mediu şi superior); B – *Dinichthys* (Devonian superior): B1 – vedere laterală a scutului cefalic şi a celui toracic; B2 – vedere frontală a fălcilor pentru a se observa plăcile dentare anterioare cu aspect de colţi; C – *Ctenurella* (Devonian superior), reconstituire (A după Stensiö, din J. Piveteau, 1969; B1 după Heintz, din A. S. Romer, 1966; B2 din Filipescu, 1971; C după Orvig, din Halstead, 1969); ig – infragnatal; sg. a. – supragnatal anterior; sg. p. – supragnatal posterior; sp – spin pectoral; t – tubercul articular.

Coccosteus (Fig. 31-A) (Devonian inferior-mediu). Avea circa 0,50 m lungime, ochii aşezaţi lateral şi orbitele înconjurate de un inel sclerotical. În urma armurii toracice corpul era lipsit de solzi. Este cunoscut din America de Nord şi Europa.

Dinichthys (Devonian superior). Era un peşte răpitor de talie mare; numai armura cefalo-toracică (Fig. 31-B) are circa 3,50 m iar lungimea totală a corpului este estimată la 7-10 m. Plăcile dentare anterioare au aspectul unor colţi iar în urma lor se găsesc plăci cu zimţi ca de ferăstrău (Fig. 31-B2).

Ordinul Antiarchi

Cuprinde un grup mai restrâns de placodermi, de talie relativ mică, de până la 1 m lungime, cu exoschelet foarte puternic dezvoltat, format din plăci mari constituite din fuzionarea mai multor plăci mici. În timp ce arthrodirii prezintă o reducere progresivă a armurii şi devin prădători puternici, antiarchii dezvoltă osificarea dermică şi conservă modul bentonic de viaţă, restrâns la început la apele dulci. Majoritatea au corpul turtit dorso-ventral. Nici un element al scheletului intern nu era osificat.

Scutul cefalic este mai redus comparativ cu cel toracic (la majoritatea genurilor), care era extins până la jumătatea corpului. Scuturile se articulau strâns între ele. Orbitele ocupă o poziţie dorsală la nivelul scutului cefalic, fiind foarte apropiate între ele, iar nările sunt situate dorsal, spre vârful botului, caractere ce indică o viaţă bentonică. Între orbite se găseşte orificiul pineal. Gura este terminală dar se deschide ventral. Jumătatea posterioară a corpului este acoperită cu solzi doar la unii reprezentanţi. Înotătoarele pectorale, acoperite în întregime de os, sunt formate din mai multe segmente articulate. Codala este heterocercă, cu lobul superior bine dezvoltat (epibatică); prezintă una sau două dorsale.

Pterichthyodes (Fig. 32-A) (Devonian mediu, Europa) are pe jumătatea posterioară a corpului solzi suprapuşi. Există o singură înotătoare dorsală. Înotătoarea pectorală este în întregime osificată şi prezintă o articulaţie la jumătatea lungimii ei.

Bothriolepis (Fig. 32-B) (Devonian superior, America de Nord) a fost unul dintre cei mai răspândiţi placodermi, resturile sale fiind găsite pe tot globul. Exemplare ale acestui gen s-au găsit cu miile în depozite de ape puţin adânci din estul Canadei. Este lipsit de solzi pe jumătatea posterioară a corpului (doar regiunea codală era uşor solzoasă). Are două dorsale. La un specimen a fost evidenţiată prezenţa plămânilor (respira probabil aer în ape stagnante).

Paleoecologia placodermilor. Artrodirii, în majoritate, trăiau în mări ca prădători. Unele genuri s-au adaptat la viaţa nectonică prin reducerea grosimii şi a întinderii armurii dermice şi pierderea osificărilor scheletice, ceea ce a dus la uşurarea corpului şi la eliberarea trunchiului şi a cozii pentru un înot mai activ. Se hrăneau cu nautiloidee, crustacee, ostracodermi sau alţi placodermi. Artrodirii primitivi, cu corpul aplatizat şi deschiderea bucală mică, au fost găsiţi în depozite continentale, dulcicole. Aceştia erau bentonici şi se hrăneau cu alge şi mici crustacee.

Antiarchii erau peşti dulcicoli, bentonici şi microfagi.

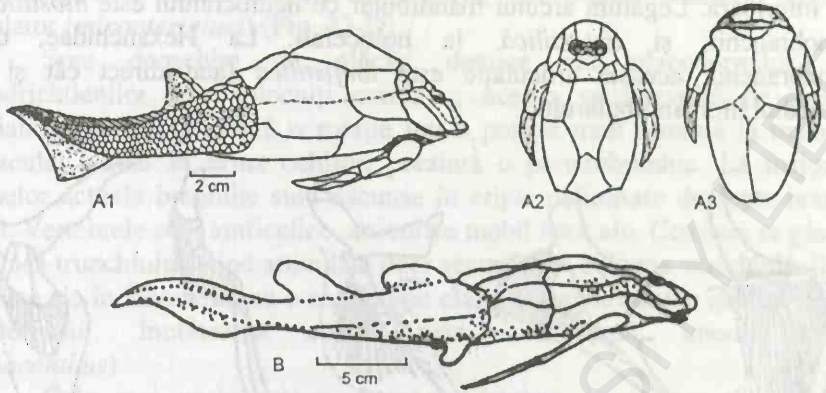


Fig. 32. Antiarchi. A – *Pterichthyodes*: A1 – vedere laterală a corpului; A2 – armura osoasă în vedere dorsală; A3 – armura osoasă în vedere ventrală; B – *Bothryolepis* (A după Traquair, din A. S. Romer, 1966; B după Stensiö, din A. S. Romer, 1966).

Filogenia placodermilor. În prezent există consensul printre specialişti că placodermii sunt cei mai primitivi peşti şi că reprezintă grupul soră al tuturor celorlalte gnatostomate cunoscute. Dispoziţia muşchilor oculari în orbită este diferită de a cea a celorlalte gnatostomate şi identică cu cea de la osteostraci: la placodermi şi osteostraci, muşchiul oblic superior este aşezat posterior în orbită în timp ce la restul gnatostomatelor acesta este aşezat anterior. De asemenea, la placodermi capsulele nazale sunt cuprinse într-o osificare separată de cutia craniană, spre deosebire de restul gnatostomatelor, la care capsulele nazale sunt incluse în osificarea cutiei craniene. Genurile primitive din Devonianul inferior prezintă unele caractere care le apropie de strămoşii elasmobranchiilor. Placodermii au dispărut fără a da naştere altui grup de peşti.

Clasa CHONDRICHTHYES

Cuprinde peşti cu schelet în întregime cartilaginos şi corpul acoperit de *solzi placoizi* (lipseşte un exoschelet format din plăci osoase). Scheletul nu se osifică niciodată. Notocordul este persistent. Deşi ţesutul osos poate fi prezent la baza solzilor, la anumite genuri, el nu este un constituent important al exoscheletului. Cartilajul acestor peşti este frecvent întărit prin *calcifiere,* care apare sub forma unui strat superficial de granule calcaroase prismatice.

Neurocraniul se prelungeşte anterior cu un rostru la formele moderne. Cartilajul palatopătrat serveşte ca falcă superioară iar cartilajul lui Meckel ca

falcă inferioară. Legătura arcului mandibular cu neurocraniul este *hiostilică*, la elasmobranchii, şi *autostilică,* la holocefali. La Hexanchidae, dintre elasmobranchii, această articulaţie este *amfistilică* (atât direct cât şi prin intermediul hiomandibularului).

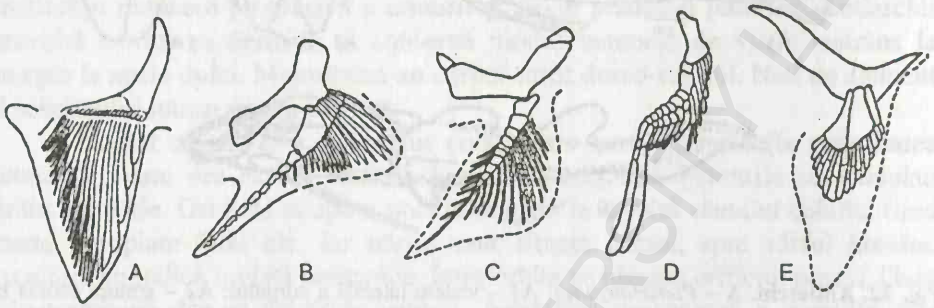


Fig. 33. Elasmobranchii. Tipuri de înotătoare pectorale; A – pleuropterigiu (*Cladoselache,* Devonian superior); B – arhipterigiu uniseriat („*Cladodus" neilsoni* – Carbonifer); C – arhipterigiu biseriat de Pleuracanthodii (Permian); D – *mixopterigium* de Pleuracanthodii; E – *Hybodus* (Jurasic) (după L. Davitaşvili, 1956).

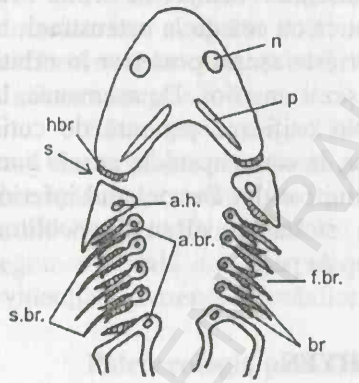


Fig. 34. Secţiune frontală în regiunea cefalică a unui selacian; a. br. – arcuri branhiale; ah – arc hioidian; br – branhii; f – faringe; f. br. – fantă branhială; hbr – hemibranhie; n – fosă nazală; p – palatopătrat; s – spiracul; s. br. – septe branhiale (bazat pe Bridge, din Ihle, 1937).

Înotătoarele perechi sunt de tipul unui *pleuropterigiu*, la unele forme paleozoice, şi *arhipterigiu biseriat* sau *uniseriat,* la formele moderne. Pleuropterigiul (Fig. 33-A), întâlnit la *Cladoselache* din Devonian, este o înotătoare euribazală, formată dintr-o serie de piese bazalia aşezate pe un rând în interiorul peretelui corpului; de aceste piese se prind raze cartilaginoase aproape paralele, uşor divergente, ce alcătuiesc radialia. Arhipterigiul este o înotătoare stenobazală, cu bazalia alcătuită din trei piese: un protopterigium proximal, un mezopterigium, mai dezvoltat, şi un metapterigium distal, care este piesa cea mai mare. Axul înotătoarei trece prin aceste trei segmente. Radialiile se dispun pe o singură parte, preaxial, (la arhipterigiul uniseriat – Fig. 33-B şi E) sau pe ambele părţi (la arhipterigiul biseriat – Fig. 33-C), prinzându-se de mezo- şi metapterigium. La înotătoarea pelviană,

metapterigiumul este modificat la mascul, constituind scheletul organului copulator (*mixopterigium*) (Fig. 33-D).

Spre deosebire de plăcile dentare ale placodermilor, dinţii chondrichtienilor sunt înlocuiţi continuu; aceştia se dezvoltă pe suprafaţa medială a fălcilor şi suferă o rotaţie într-o poziţie mult laterală la maturitate. Spiraculul, situat în urma ochilor, prezintă o pseudobranhie. La majoritatea formelor actuale branhiile sunt ascunse în cripte delimitate de septe branhiale lungi. Vertebrele sunt amficelice, articulate mobil între ele. Coastele se găsesc în regiunea trunchiului, fiind articulate doar secundar la coloana vertebrală. Radiile dermice ale înotătoarelor au o constituţie elastică şi sunt numite *elastotrichii* sau *ceratotrichii*. Înotătoarea codală este heterocercă, uneori dificercă (*Xenacanthus*).

Cele mai vechi resturi de chondrichtieni se cunosc din Silurianul superior şi sunt reprezentate prin mici denticuli. De la început, peştii cartilaginoşi au fost înotători activi, cu corp fusiform şi cu înotătoare perechi bine dezvoltate. În fauna actuală sunt reprezentaţi prin rechini şi holocefali, forme în marea lor majoritate marine.

Clasificare. Clasa Chondrichthyes este împărţită în două subclase: Elasmobranchii şi Holocephali (Tab. 5).

Tabelul 5. Clasificarea chondrichthyenilor prezentaţi în text (Clasa Chondrichthyes)

Subclasa	Supraordinul	Ordinul	Genul
ELASMOBRANCHII	Protoselachii	Cladoselachida	*Cladoselache*
		Symmoriida	*Stethacanthus*
		Eugeneodontida	*Helicoprion*
	Euselachii	Xenacanthida	*Xenacanthus, Orthacanthus*
		Ctenacanthida	*Ctenacanthus, Hybodus, Orodus, Acrodus*
		Galeomorpha	*Notidanus, Lamna, Odontaspis, Carcharodon*
		Squalomorpha	*Squalus, Squatina*
		Bathoidea	*Ptychodus, Myliobatis, Rhinobatos, Raja, Dasyatis*
HOLOCEPHALI		Chimaeriformes	*Chimaera*

Subclasa Elasmobranchii

Cuprinde peşti cu cinci până la şapte perechi de fante branhiale neacoperite de opercule. Septele interbranhiale sunt foarte bine dezvoltate. O consecinţă a întinderii mari a regiunii branhiale este aceea că rechinii nu au dezvoltat un *operculum* – trăsătură tipică a holocefalilor şi a peştilor osoşi. Nările sunt aşezate ventral (Fig. 34).

Formele actuale sunt reprezentate prin două categorii ecomorfologice: peşti pelagici, buni înotători, cu corpul fusiform, coada robustă, cu fantele branhiale situate pe laturile corpului, înaintea pectoralelor (rechinii în sens strict ce formează seria Pleurotremata), şi peşti bentonici cu corpul turtit dorso-ventral, discoidal, cu pedunculul codal mult subţiat, ochii şi spiraculele cu poziţie dorsală iar fantele branhiale situate ventral (seria Hypotremata).

Pe baza resturilor fosile cunoscute până în prezent, se consideră că elasmobranchii au trecut prin două etape principale în radiaţia lor adaptativă.

Prima radiaţie adaptativă a elasmobranchiilor începe în intervalul Silurian superior-Devonian şi a produs rechini care seamănă, în linii mari, cu genurile moderne dar au un schelet mult mai primitiv. Această radiaţie adaptativă cuprinde mai multe ordine de rechini paleozoici care reţin numeroase caractere de primitivitate (protoselachii) precum şi primele grupe de euselechii, individualizate în Paleozoic (Xenacanthida şi Ctenacanthida).

Rechinii paleozoici aveau talie relativ mică, articulaţie amfistilică a arcului oral la neurocraniu, dinţi multicuspizi cu rădăcina slab dezvoltată. Ei s-au diversificat în mai multe linii evolutive care, în majoritate, au dispărut la sfârşitul Paleozoicului şi începutul Mesozoicului. Amintim aici grupurile cladoselachiilor, xenacanţilor, ctenacanţilor şi hibodonţilor.

Protoselachii. Acest grup, fără valoare taxonomică, cuprinde formele primitive de rechini paleozoici, grupate în ordinele Cladoselachida, Symmoriida, Eugeneodontida şi altele.

Ordinul Cladoselachida

Cladoselachii sunt rechini marini reprezentaţi prin genul tip *Cladoselache* (Fig. 35-A) (Devonian superior, America de Nord). Acesta avea corpul fusiform, de 1,25 m lungime, acoperit cu solzi placoizi. Spre deosebire de tipurile moderne, capul nu era prelungit cu un rostru iar gura era situată terminal, nu ventral. Dinţii sunt pluricuspizi cu proeminenţa centrală mult mai înaltă decât celelalte. Acest tip de dinţi a fost descris sub numele de *cladodus* (Fig. 35-

B). Notocordul era persistent dar existau şi arcuri neurale cartilaginoase care protejau măduva spinării. Scheletul era format din cartilaj calcifiat, ca şi la rechinii moderni (cartilaj îmbogăţit cu fosfat de calciu dar nu cu os adevărat).

Înotătoarele perechi aveau baza lată şi o poziţie ventrală, fapt care denotă o mobilitate mai redusă comparativ cu rechinii evoluaţi. Aceste înotătoare erau articulate la scheletul axial şi susţinute prin radii aproape paralele. De remarcat este mărimea deosebită a înotătoarelor pectorale. Codala era aparent homocercă dar cu heterocercie internă, scheletul axial (notocordul) pătrunzând în lobul superior. Prezentau două dorsale. Înotătoarele erau precedate de un spin. La unii reprezentanţi s-a păstrat organul copulator, fecundaţia fiind internă.

Cladoselachii reprezintă o linie închisă în evoluţia rechinilor. Au trăit în intervalul Devonian-Carbonifer inferior.

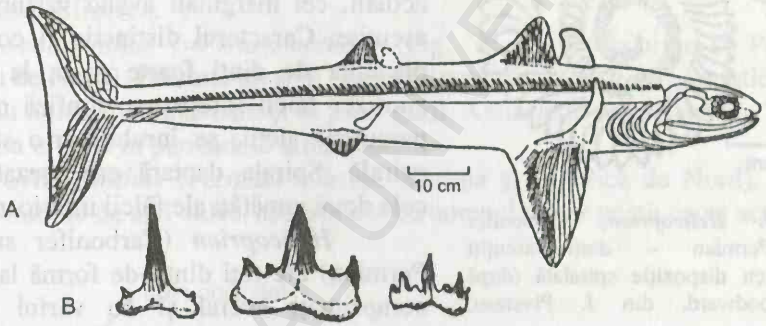


Fig 35. Cladoselachida. A – *Cladoselache,* Devonian superior; B – dinţi de tip cladodont (după Dean, din J. Piveteau, 1969).

Ordinul Symmoriida

Cuprinde rechini paleozoici cunoscuţi din intervalul Devonian superior-Carbonifer. Ei prezintă multe dintre trăsăturile primitive ale cladoselachiilor, dar diferă de aceştia prin absenţa spinilor de la înotătoare. Dinţii sunt de tip primitiv, cladodont.

Din acest ordin, mai important este genul *Stethacanthus* (Fig. 36) din Carbonifer (Scoţia). Acest rechin avea dezvoltată dorsal, în spatele capului, o proeminenţă bizară, lăţită terminal, şi prevăzută cu ţepi asemenea dinţilor; era probabil un organ pentru reţinerea femelei în timpul acuplării.

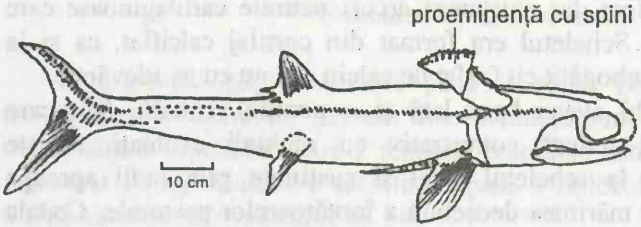


Fig. 36. *Stethacanthus*, Carbonifer (bazat pe Zangerl, 1981, din M. Benton, 2000).

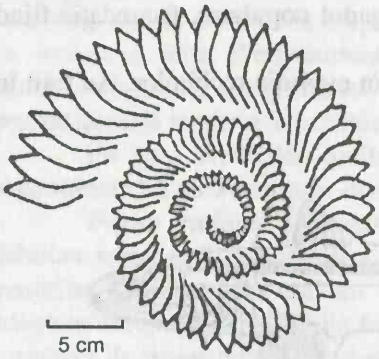


Fig. 37. *Helicoprion*, Carbonifer superior-Permian – dinți ascuțiți lamelari cu dispoziție spiralată (după Smith-Woodward, din J. Piveteau, 1969).

Ordinul Eugeneodontida

Cuprinde rechini cunoscuți din intervalul Devonian superior-Triasic. Dinții au formă asemănătoare ce cea a rechinilor actuali, cei marginali având vârfuri foarte ascuțite. Caracterul distinctiv îl constituie prezența de dinți foarte mari, la nivelul simfizei fălcii inferioare, simfiză care, pe parcursul vieții, se înrula într-o structură spirală. Spirala dentară era așezată între cele două jumătăți ale fălcii inferioare.

Helicoprion (Carbonifer superior-Permian) are toți dinții de formă lamelară, comprimați lateral și cu vârful ascuțit; așezați pe mijlocul fălcii inferioare, ei se înlocuiau în sens postero-anterior, dinții bătrâni fiind reținuți (nu erau caduci) pe parcursul vieții, într-o cameră, la nivelul simfizei înrulate spiral. (Fig. 37).

Cu toate că resturile fosile sunt precare, s-a putut stabili că rechinii paleozoici aveau un spectru adaptativ mult mai larg decât al celor actuali. Existau forme analoage cu batoizii de azi și alte tipuri cu modele ale dentiției greu de comparat cu ale oricărui pește actual.

Numeroase grupe de rechini paleozoici trăiau, probabil, în habitate care au fost apoi ocupate, după Triasic, de diferite grupe de pești osoși.

Supraordinul Euselachii

Cuprinde formele avansate de rechini, unele mai vechi, apărute în Paleozoic, ordinele Xenacanthida și Ctenacanthida, la care se adaugă ordinele de

rechini moderni (Neoselachii), apărute în Jurasic: Galeomorpha, Squalomorpha şi Bathoidea.

Ordinul Xenacanthida

Cuprinde rechini, în majoritate de apă dulce, primele forme fiind descoperite în depozite marine. Se recunosc uşor după dentiţia de tip *diplodus* (Fig. 38-B), constituită din dinţi pluricuspizi prevăzuţi cu doi cuspizi laterali mari şi un cuspid median mult mai mic.

Xenacanţii erau peşti nectonici, cunoscuţi din intervalul Devonian inferior-Triasic superior, cu corpul fusiform, lipsit în general de solzi şi adaptaţi la viaţa în apele dulci, continentale. Înotătoarele perechi aveau baza îngustă şi erau de tipul unui arhipterigiu biseriat, asemănător cu cel al peştilor dipnoi. Codala este dificercă.

Xenacanthus (=*Pleuracanthus*) (Fig. 38-A) (Carbonifer şi Permian, America de Nord). Prezintă un spin occipital puternic, mobil, caracteristic. Solzii se găseau numai pe înotătoare şi în jurul gurii. Xenacanţii au dispărut în Triasic, fără a lăsa urmaşi în perioadele următoare.

Orthacanthus (Permian inferior, Europa şi America de Nord). Era un rechin bentonic de apă dulce, asemănător cu somnul dintre peştii osoşi actuali.

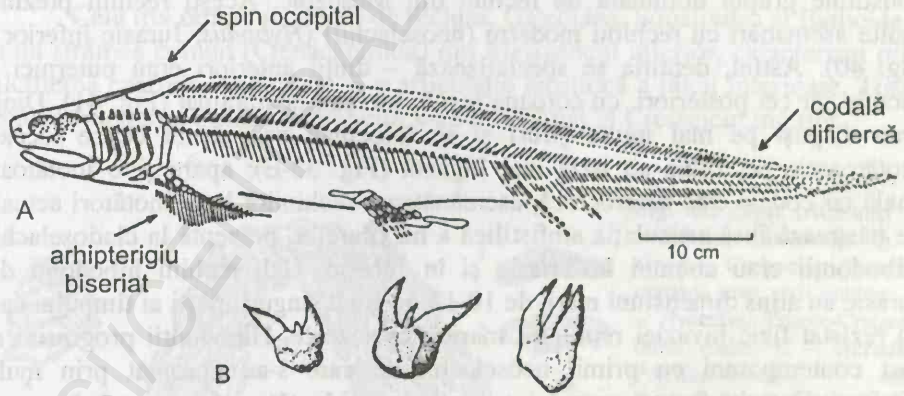


Fig 38. Xenacanthida. A – *Xenacanthus (= Pleuracanthus)*, un rechin de apă dulce din Carbonifer şi Permian; B – dinţi de tip *diplodus* (A după Jaekel, din J. Piveteau, 1969; B din L. Davitaşvili, 1956).

Ordinul Ctenacanthida

Grupul principal de rechini paleozoici din care, prin forme intermediare, s-au desprins toţi elasmobranchii moderni este cel al *ctenacanţilor* din Devonianul superior. Aceştia se aseamănă cu rechinii moderni prin forma triunghiulară şi structura înotătoarelor, prezenţa a două înotătoare dorsale, spinii înotătoarelor pectinaţi şi adânc înfipţi în musculatura corpului, structura histologică a solzilor, aspectul general al corpului, codala heterocercă (*Ctenacanthus*, Devonian superior, America de Nord; Carbonifer inferior, Europa, Fig. 39). Dentiţia era însă de tip cladodont. Ctenacanţii dispar la sfârşitul Triasicului, lăsând în locul lor două tipuri de rechini desprinse din grupul lor – hibodonţii şi neoselachii.

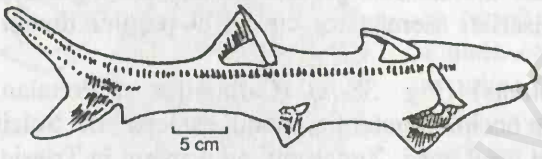


Fig. 39. *Ctenacanthus*, Devonian superior (după Schaeffer şi Williams, 1977, din R. Carroll, 1988, simplificat).

Hibodonţii (Suprafamilia Hybodontoidea) reprezintă o ramură desprinsă în Devonian din Ctenacanthida care, spre deosebire de majoritatea rechinilor paleozoici, a cunoscut o intensă dezvoltare la sfârşitul Paleozoicului, urmând să constituie grupul dominant de rechini din Mesozoic. Aceşti rechini prezintă multe asemănări cu rechinii moderni (neoselachii) (*Hybodus*, Jurasic inferior – Fig. 40). Astfel, dentiţia se specializează – dinţii anteriori erau puternici şi ascuţiţi iar cei posteriori, cu coroana teşită, serveau la sfărâmat (Fig. 41). Dinţii erau dispuşi pe mai multe şiruri şi se înlocuiau pe măsură ce se toceau. Înotătoarele pectorale au baza mai îngustă (Fig. 33-E); apare şi o înotătoare anală iar codala este heterocercă, asemănătoare rechinilor buni înotători actuali. Se păstrează însă articulaţia amfistilică a maxilarelor, prezentă la cladoselachii. Hibodonţii erau comuni în Triasic şi în Jurasic. Unii rechini hibodonţi din Jurasic au atins dimensiuni mari, de 10-12 m, fiind singurii peşti ai timpului care au rezistat fizic invaziei reptilelor marine mesozoice. Hibodonţii progresivi au fost contemporani cu primii neoselachii de care s-au apropiat prin multe trăsături. Datorită formei corpului, a configuraţiei înotătoarelor, asemănătoare, şi a altor asemănări, paleontologii au crezut că hibodonţii mesozoici au reprezentat grupul ancestral al unor grupe de rechini moderni. Cercetări ulterioare au arătat însă că hibodonţii prezintă unele caractere de specializare care nu sunt prezente la rechinii actuali. Cea mai importantă trăsătură care defineşte hibodonţii mesozoici este prezenţa a una sau două perechi de spini cefalici în formă de

cârlig. De asemenea, prezintă trăsături specifice privind suspensia fălcilor şi histologia dinţilor şi a solzilor.

Numărul hibodonţilor a scăzut mult în Cretacicul superior, aceştia dispărând la sfârşitul acestei perioade fără a lăsa urmaşi.

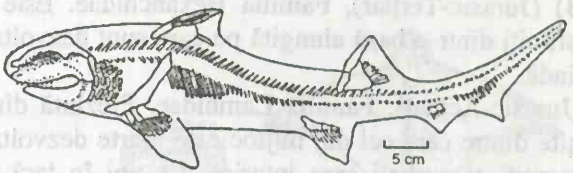


Fig. 40. ***Hybodus hauffianus,*** Jurasic inferior (după Moy-Thomas, din J. Piveteau, 1969).

A doua radiaţie adaptativă a elasmobranchiilor cuprinde *neoselachii* care îşi fac apariţia începând din Jurasicul inferior. Comparativ cu rechinii primitivi, la neoselachii gura se deschide mai larg şi devine ventrală (prin alungirea rostrului), organele de simţ sunt mai dezvoltate iar capacitatea de înot creşte; de asemenea, notocordul se înconjoară cu vertebre calcifiate pentru a rezista la presiunile exercitate de musculatură pentru realizarea unui înot rapid. Centurile sunt mai puternice prin fuziunea sau legarea lor mai strânsă pe linia mediană a corpului, ceea ce permite o activitate musculară mai puternică. Elementele bazale ale înotătoarelor perechi (radialele) sunt reduse, cea mai mare parte a înotătoarei fiind susţinută de radii flexibile de colagen numite *ceratotrichia.*

Cele trei ordine moderne de rechini, Galeoidea, Squaloidea şi Bathoidea, au un strămoş comun (Ctenacanthida) din Mesozoicul inferior, caracterizat prin calcifierea centrelor vertebrale şi o articulaţie hiostilică a fălcii inferioare. Toate familiile moderne de elasmobranchii s-au diferenţiat în Cretacicul inferior.

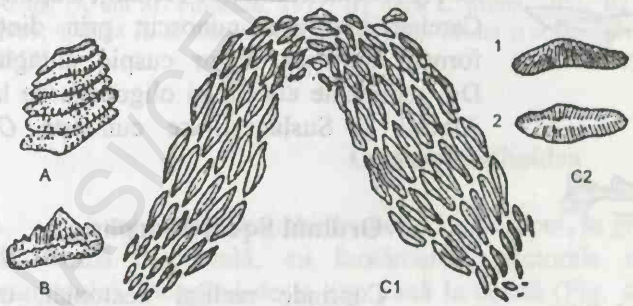


Fig. 41. Dinţi trituranţi ai rechinilor hibodonţi. A – *Orodus,* Carbonifer-Permian, coroana unei serii dentare; B – *Hybodus,* Triasic-Cretacic, dinte izolat; C – *Acrodus,* Permian-Cretacic, serie dentară completă (C1) şi dinţi izolaţi (C2) în vedere laterală (1) şi dorsală (2) (din E. Hanganu şi colab., 1983).

Ordinul Galeomorpha

Sunt rechini pelagici, buni înotători şi prădători, cu corpul fusiform, regiunea codală puternică, spiracul mic sau absent; înotătoarea anală este totdeauna prezentă.

Notidanus (Fig. 42-B) (Jurasic-Terţiar), Familia Hexanchidae. Este o formă primitivă cu dinţii constituiţi dintr-o bază alungită pe care sunt dezvoltaţi denticuli de mărime descrescândă.

Lamna (Fig. 42-C) (Jurasic-Actual), Familia Lamnidae. Prezintă dinţi prevăzuţi cu trei vârfuri ascuţite dintre care cel din mijloc este foarte dezvoltat, cei marginali fiind reduşi, ascuţiţi şi curbaţi spre interior. La noi în ţară se cunosc asemenea dinţi din Eocenul de la Albeşti şi Porceşti (Sibiu) ca şi din Oligocenul de la Suslăneşti (Argeş).

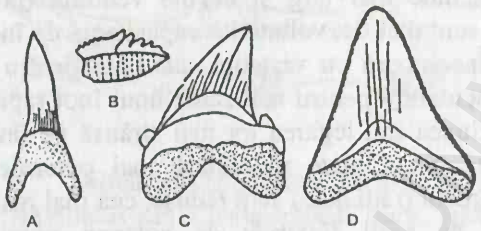


Fig. 42. Galeomorpha. Tipuri de dinţi: A – *Odontaspis elegans*, Eocen mediu; B – *Notidanus serratissimus*, Eocen inferior; C – *Lamna obliqua*, Eocen inferior; D – *Carcharodon megalodon*, Miocen (din L. Davitaşvili, 1956).

Carcharodon (Fig. 42-D) (Cretacic-Actual), Familia Lamnidae. Cuprinde rechini de talie foarte mare, cu dinţi triunghiulari, de până la 16,8 cm înălţime, cu muchiile tăioase şi zimţate. *C. megalodon* din Miocen ar fi putut atinge 20 m lungime, cu o deschidere a fălcilor de 3 m.

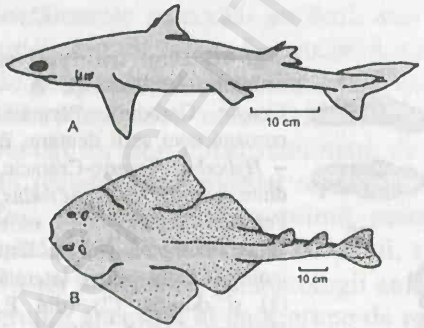


Fig. 43. Squalomorpha. A – *Squalus*, Actual; B – *Squatina*, Actual.

Odontaspis (= *Carcharias*) (Fig. 42-A) (Cretacic inferior-Actual), Familia Carchariidae, este cunoscut prin dinţi formaţi dintr-un singur cuspid alungit. Din sedimente eocene şi oligocene de la Albeşti şi Suslăneşti se cunoaşte *O. cuspidata*.

Ordinul Squalomorpha

Cuprinde rechini nectonici, cu corpul fusiform (Squalidae, Pristiophoridae) sau comprimat dorso-

ventral (Squatinidae) şi specializări bentonice, cu spiracul mare şi lipsiţi de înotătoarea anală. Dintre genurile actuale, *Squalus* (Fig. 43-A) este cunoscut din Cretacicul superior, iar *Squatina* (Fig. 43-B) din Jurasicul superior.

La Galeomorpha şi la Squalomorpha fantele branhiale sunt situate lateral, aceste forme fiind numite şi Pleurotremata.

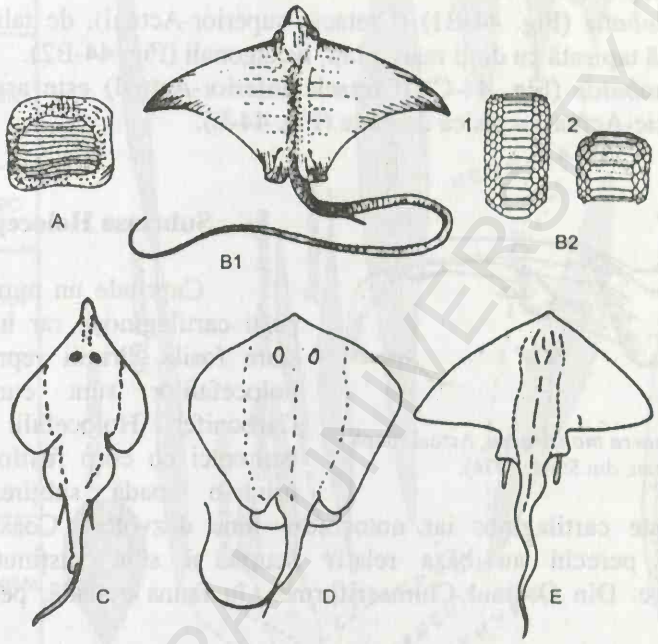


Fig. 44. Bathoidea. A – *Ptychodus,* Cretacic superior, dinte; B – *Myliobatis,* Cretacic superior-Actual: B1 – aspect general; B2 – dentiţia superioară (1) şi inferioară (2); C – *Rhinobatos,* Cretacic inferior-Actual; D – *Dasyatis* (?Cretacic inferior-Eocen mediu-Actual; E – *Raja,* Cretacic superior-Actual (A din M. Filipescu, 1971; B1 după L. Moret, 1953; B2 după Garman, din J. Piveteau, 1969; C după A. S. Romer, 1965; D după Z. Feider şi colab., 1967, modificat; E după L. Moret, 1953).

Ordinul Bathoidea

Sunt elasmobranchii bentonici, cu corpul, în general, turtit dorso-ventral, de formă discoidală, cu înotătoarele pectorale mari, sudate pe laturile trunchiului, începând de la cap până la coadă (Fig. 44 B1, C-E). La Pristidae, corpul este alungit iar pectoralele sunt libere. Coada este subţire, lungă şi în formă de bici. Există două înotătoare dorsale, a doua fiind mult deplasată

posterior. Cele cinci perechi de fante branhiale sunt aşezate ventral (Hypotremata). Ochii şi spiraculele au aşezare dorsală. Batoideii s-au adaptat la viaţa de fund, fiind puţin mobili. Dinţii sunt laţi, modificaţi pentru sfărâmarea cochiliilor şi carapacelor.

Ptychodus (Cretacic superior) este reprezentat prin dinţi mari, de formă pătrată şi striaţi (Fig. 44-A).

Myliobatis (Fig. 44-B1) (Cretacic superior-Actual), de talie mare, are bolta palatină tapisată cu dinţi mari, plaţi, hexagonali (Fig. 44-B2).

Rhinobatos (Fig. 44-C) (Cretacic inferior-Actual) este asemănător cu *Raja* (Cretacic-Actual) – pisica de mare (Fig. 44-E).

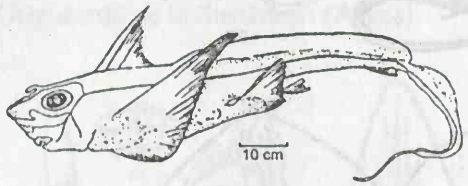


Fig. 45. ***Chimaera monstruosa***, Actual (după Dean, din Stahl, 1974).

Subclasa Holocephali

Cuprinde un număr redus de peşti cartilaginoşi, rar întâlniţi şi în stare fosilă. Primii reprezentanţi ai holocefalilor sunt cunoscuţi din Carbonifer. Holocefalii sunt peşti bentonici cu corp fusiform terminat printr-o coadă subţire, filiformă, Scheletul este cartilaginos iar notocordul bine dezvoltat. Coastele lipsesc. Înotătoarele perechi au baza relativ scurtă şi sunt susţinute de radii cartilaginoase. Din Ordinul Chimaeriformes, în fauna actuală, persistă numai şase genuri.

Holocefalii diferă de elasmobranchii prin următoarele caractere principale: strânsa asociere dintre suporturile branhiale şi regiunea posterioară a craniului, articulaţia arcului mandibular la neurocraniu de tip *autostilic* şi deschiderile branhiale acoperite de un *opercul membranos*. De asemenea, dinţii au formă de plăci cu suprafaţa sfărâmătoare şi creştere continuă. Corpul este lipsit aproape în întregime de solzi (la formele actuale, se găsesc solzi placoizi doar la indivizii tineri şi la masculul adult pe un tentacul din creştetul capului şi pe organul copulator).

Genul actual *Chimaera* (Fig. 45) este cunoscut din Eocenul inferior.

Paleoecologia chondrichtyenilor. Primii peşti cartilaginoşi au fost descoperiţi în sedimente marine. Grupul lor a rămas predominant marin. Cea mai importantă linie de rechini de apă dulce a fost reprezentată de Xenacanthodii care s-a stins la începutul Mesozoicului.

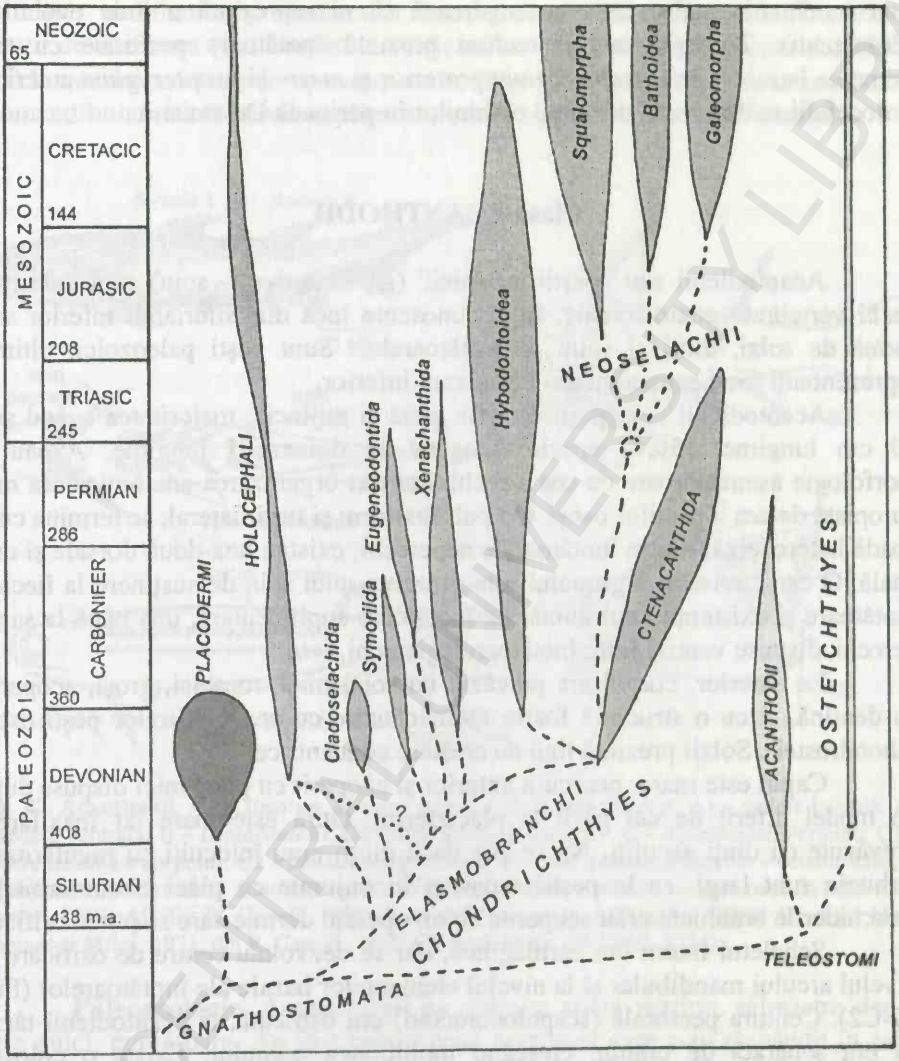


Fig. 46. Filogenia peştilor cartilaginoşi (bazat pe R. Carroll, 1988)

Filogenia chondrichtyenilor (Fig. 46). Peştii cartilaginoşi împreună cu peştii osoşi au avut un strămoş comun situat, în ceea ce priveşte organizarea, deasupra nivelului reprezentat de placodermi. Rechinii cei mai primitivi sunt cladoselachii. Din grupul ctenacanţilor devonieni, s-au desprins hibodonţii apoi, în Jurasicul inferior, neoselachii. Xenacanţii, ctenacanţii şi neoselachii au în comun o serie de caractere (regiunea otică a cutiei craniene alungită, prezenţa

unei înotătoare anale) ceea ce sugerează că ei reprezintă o linie evolutivă (Euselachii). Totodată, aceşti rechini prezintă înotătoare pectorale cu trei elemente bazale – un *metapterygium* posterior şi *mezo-* şi *propterygium* anterior. Holocefalii se detaşează de restul rechinilor în perioada Devoniană.

Clasa ACANTHODII

Acantodienii sau „peştii cu spini" (gr. *acanthos* – spin) sunt cele mai vechi vertebrate gnatostomate, fiind cunoscute încă din Silurianul inferior sub formă de solzi, dinţi şi spini ai înotătoarelor. Sunt peşti paleozoici, ultimii reprezentanţi fiind semnalaţi din Permianul inferior.

Acantodienii erau peşti de talie mică şi mijlocie, majoritatea având sub 20 cm lungime, câteva specii ajungând la doi metri lungime. Aveau o morfologie asemănătoare cu cea a rechinilor dar organizarea anatomică era mai apropiată de cea a peştilor osoşi. Corpul, fusiform şi turtit lateral, se termina cu o coadă heterocercă; dintre înotătoarele neperechi, existau una-două dorsale şi una anală. O caracteristică a grupului este prezenţa unui spin de susţinere la fiecare înotătoare şi existenţa unui număr de înotătoare suplimentare, una până la şapte perechi, dispuse ventral între înotătoarele perechi.

La exterior, corpul era prevăzut cu solzi mici, rombici, groşi, acoperiţi cu dentină, şi cu o structură foarte asemănătoare cu cea a primilor peşti osoşi (chondrostei). Solzii prezintă linii de creştere concentrice.

Capul este mare, neascuţit anterior şi acoperit cu plăci mici dispuse după un model diferit de cel găsit la placodermi. Gura este mare iar maxilarele prevăzute cu dinţi ascuţiţi. Nu se ştie dacă dinţii erau înlocuiţi cu regularitate. Orbitele sunt largi, ca la peştii osoşi, şi înconjurate cu plăci circumorbitale. Deschiderile branhiale erau acoperite cu un opercul dermic care se putea osifica.

Scheletul intern era cartilaginos, dar se dezvoltau centre de osificare la nivelul arcului mandibular şi la nivelul elementelor bazale ale înotătoarelor (Fig. 47-C2). Centura pectorală (scapulocoracoid) era osificată; la acantodienii târzii ea era separată de craniu, crescând mobilitatea corpului. Exista o coloană vertebrală lipsită de centre, evidenţiată prin resturile arcurilor neurale şi hemale.

Climatius (Fig. 47-A) (Silurian superior-Devonian inferior). Are circa 15 cm lungime şi prezintă patru-cinci perechi de înotătoare suplimentare.

Diplacanthus (Fig. 47-B) (Devonian mediu-superior). Prezintă o singură pereche de înotătoare intermediare. Cele două dorsale pe care le avea erau precedate de spini puternici.

Acanthodes (Fig. 47-C1) (Devonian superior-Permian inferior). Este ultimul reprezentant cunoscut al acantodienilor. Cutia craniană era bine

osificată; maxilarele şi elementele bazale ale înotătoarelor perechi prezintă centre de osificare (trei centre de osificare în palatopătrat). Articularea arcului oral la neurocraniu era de tip *euautostilic* (Fig. 6) iar pătratul este ferm ataşat la hiomandibular. Înotătoarele suplimentare au dispărut. Era un bun înotător.

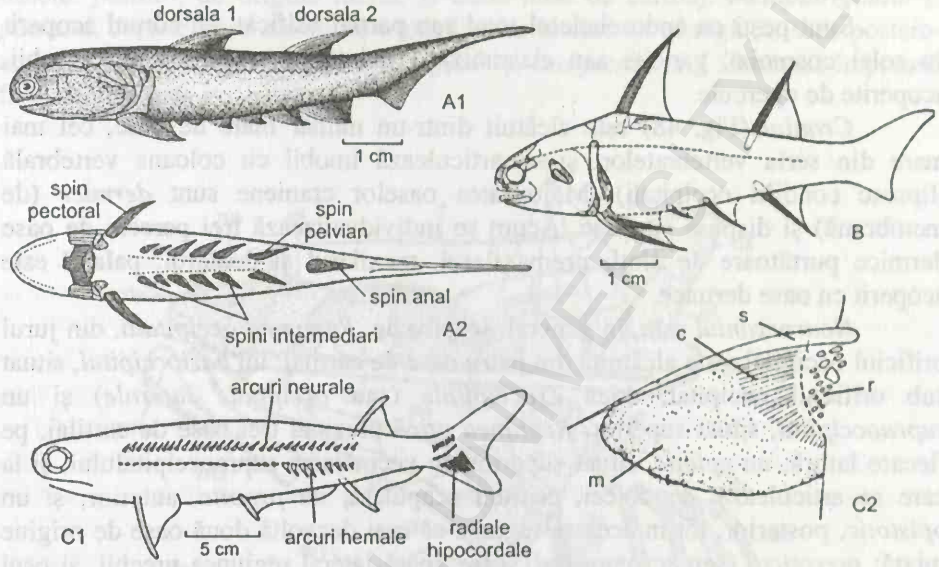


Fig. 47. Acanthodii. A – *Climatius*, Silurian superior-Devonian inferior: A1 – vedere laterală; A2 – vedere ventrală; B – *Diplacanthus*, Devonian mediu şi superior; C – *Acanthodes*, Permian: C1 – vedere laterală a corpului; C2 – înotătoarea pectorală; c – radii scheletice externe – ceratotrichii; m – porţiunea membranoasă a înotătoarei; r – elemente scheletice bazale; s – spin osos (A1 din A. S. Romer, 1959; A2 din R. Carroll, 1989; B după Watson, din J. Piveteau, 1964; C1 după Moy-Thomas şi Miles, 1971, din R. Carroll, 1988; C2 după Jollie, din Stahl, 1974).

Paleoecologie. Acantodienii au populat apele marine, salmastre dar şi cele dulci, curgătoare. Au fost primii peşti nectonici care s-au răspândit în zona de larg a mărilor.

Filogenie. Acantodienii s-au desprins de gnatostomatele primare, independent de peştii placodermi. La originea lor stau agnate primitive, diplorhine. Acantodienii sunt strămoşii direcţi ai peştilor osoşi (Osteichthyes) şi împreună cu aceştia formează o unitate superioară numită *Teleostomi*. De peştii osoşi, acantodienii se apropie prin următoarele caractere: tendinţa de constituire a unui endoschelet osificat, asemănarea solzilor cu cei ganoizi şi cosmoizi, baza cutiei craniene îngustă, cu o fisură ventrală transversă, prezenţa otolitelor în

urechea internă, dezvoltarea simțului vizual comparativ cu cel olfactiv, mecanismul de deschidere a gurii, prezența unui opercul osificat și altele.

Clasa OSTEICHTHYES

Sunt pești cu endoscheletul total sau parțial osificat, cu corpul acoperit cu solzi cosmoizi, ganoizi sau elasmoizi. Prezintă patru perechi de branhii, acoperite de opercule.

Craniul (Fig. 48) este alcătuit dintr-un număr mare de oase, cel mai mare din seria vertebratelor, și se articulează imobil cu coloana vertebrală (lipsesc condilii occipitali). Majoritatea oaselor craniene sunt *dermice* (de membrană) și dispuse simetric. Acum se individualizează trei perechi de oase dermice purtătoare de dinți: premaxilarul, maxilarul și dentarul; palatul este acoperit cu oase dermice.

Neurocraniul este, în general, tropibazic. *Regiunea occipitală*, din jurul orificiul occipital, este alcătuită din patru oase de cartilaj: un *bazioccipital*, situat sub orificiul occipital, două *exoccipitale* (sau *occipitale laterale*) și un *supraoccipital*, situat superior. *Regiunea otică* prezintă trei oase de cartilaj, pe fiecare latură: un *epiotic*, situat superior, în vecinătatea supraoccipitalului, și la care se articulează, de obicei, centura scapulară, un *prootic*, anterior, și un *opistotic*, posterior; tot în această regiune se mai dezvoltă două oase de origine mixtă: *pteroticul* (sau *scvamosalul*), care apără lateral regiunea urechii, și osul *sfenotic*. La aceste două oase se articulează hiomandibularul.

Regiunea temporo-orbitală este alcătuită din următoarele oase de cartilaj: un *bazisfenoid*, așezat la baza craniului, înaintea bazioccipitalului; două *pleurosfenoide*, care constituie pe fiecare latură peretele posterior al orbitei, și două *orbitosfenoide*, alcătuind peretele lateral al orbitei, respectiv *septul interorbital*.

Bolta craniului este formată din următoarele *oase dermice* principale, frontalele și parietalele, care alcătuiesc bolta craniului. La baza craniului, pe linia mediană, se găsește osul *parasfenoid*, care se întinde de la bazioccipital până la vomer, alcătuind baza craniului și bolta cavității bucale.

Regiunea nazo-etmoidală rămâne în mare parte cartilaginoasă. Este alcătuită din oasele de cartilaj: un *etmoid median* (*mezetmoid*), două *etmoide laterale* (*ectetmoide*) și din oasele dermice: două oase *nazale*, așezate înaintea frontalelor, și *vomerul*, os nepereche așezat ventral, înaintea parasfenoidului.

Splanchnocraniul prezintă schimbări esențiale față de cel al chondrichthyenilor, deși este format din aceleași elemente. *Arcul mandibular* este alcătuit, în stadiile timpurii ale ontogenezei, din *cartilajul palato-pătrat*,

dorsal, care formează falca superioară şi *cartilajul lui Meckel*, ventral, care formează falca inferioară. Ulterior, aceste elemente de cartilaj sunt înlocuite parţial cu oase de cartilaj şi se acoperă cu oase noi dermice. La falca superioară, funcţia de apucare este preluată de oasele dermice: *premaxilarul* şi *maxilarul*. În partea superioară a arcului mandibular, în sens postero-anterior, se dispun oasele: *palatin*, de origine mixtă, şi două oase de cartilaj: *metapterigoidul* şi *pătratul*. Aceste oase ale arcului mandibular la care se adaugă, în sens postero-anterior, *endopterigoidul* (*mezopterigoid*) şi *ectopterigoidul* formează împreună falca superioară.

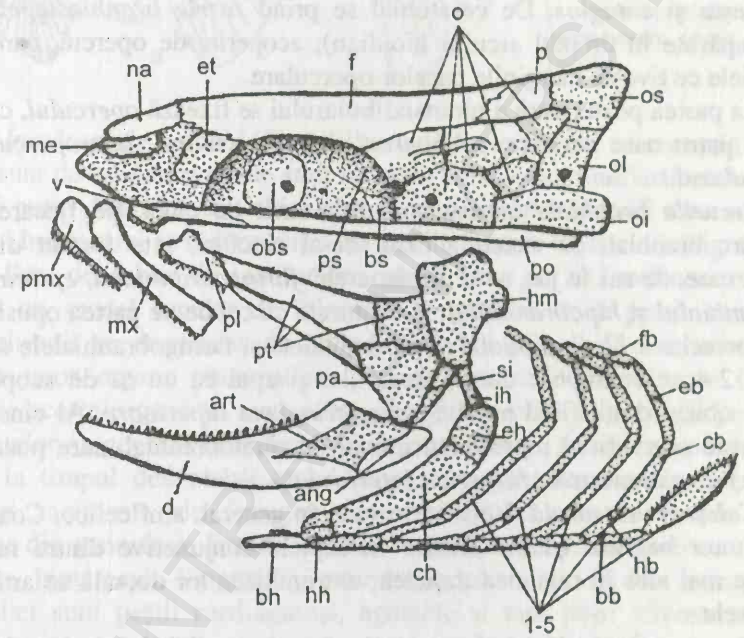


Fig. 48. Alcătuirea craniului la un peşte osos (Teleostei) (schemă). Operculul şi inelul ocular sunt îndepărtate; ang – angular; art – articular; bb – bazibranhial, bh – bazihial; bs – bazisfenoid; cb – ceretobranhial; ch – ceratohial, d – dentar; eb – epibranhial, eh – epihial; et – ectetmoid; f – frontal; fb – faringobranhial; hb – hipobranhial; hh – hipohial; hm – hiomandibular; ih – interhial; me – mezetmoid; mx – maxilar; na – nazal; o – otice; oi – occipital inferior; ol – occipital lateral; obs – orbitosfenoid; os – occipital superior; p – parietal, pa – pătrat; pl – palatin; pmx – premaxilar; pa – parasfenoid, ps – pleurosfenoid; pt – pterigoid, si – simplectic, v – vomer; 1-5 – arcurile branhiale (după Z. Feider şi colab., 1967, modificat).

Partea inferioară a arcului mandibular este alcătuită din oase dermice noi: *dentarul* şi *angularul* (pentru fiecare latură), precum şi dintr-un os de

cartilaj – *articularul*, care se articulează cu pătratul. Aceste oase formează împreună falca inferioară.

Arcul hioidian este alcătuit, la partea superioară, din osul *hiomandibular*. Acesta se articulează, prin intermediul osului simplectic, la osul pătrat, iar cu celălalt capăt se articulează cu osul sfenotic, din regiunea auditivă a craniului (articulația arcului mandibular la craniu este *hiostilică*). Partea inferioară a arcului hioidian, *hioidul*, prin intermediul osului *stilohial* (*interhial*), se articulează la osul hiomandibular. Hioidul este constituit din mai multe oase de cartilaj: *stilohial*, *epihial*, *ceratohial* și *hipohial*. Aceste oase perechi se unesc medio-ventral printr-un os nepereche, *bazihialul*, care, intrând în baza limbii, se mai numește și *entoglos*. De ceratohial se prind *razele branhiostegale* (oase dermice apărute în dreptul arcului hioidian), acoperite de opercul, care susțin cuta de piele ce tivește marginile oaselor operculare.

La partea posterioară a hiomandibularului se fixează *operculul*, care este întărit de patru oase dermice: *preopercularul*, *opercularul*, *interopercularul* și *subopercularul*.

Arcurile branhiale osoase sunt în număr de cinci, pe fiecare latură. Fiecare arc branhial, cu excepția celui de-al cincilea, este format din patru elemente, care, de sus în jos, sunt următoarele: *faringobranhialul*, *epibranhialul*, *ceratobranhialul* și *hipobranhialul*, și se unește cu cel de pe partea opusă printr-un os nepereche – *bazibranhialul*. Epibranhialele și faringobranhialele arcurilor branhiale 2-4 se contopesc uneori între ele, și apoi cu un os de acoperire ce poartă de obicei dinți, fiind numite *oase faringiene superioare*. Al cincilea arc branhial este scurt, fiind reprezentat numai de ceratobranhial, care poartă dinți (ciprinide) și se numește *os faringian inferior*.

Coloana vertebrală. Vertebrele sunt, în general, amficelice. Coastele au aspectul unor baghete osoase situate în septele conjunctive dintre miomere, dezvoltate mai ales în regiunea toracică; extremitatea lor dorsală se articulează cu vertebrele.

Centura pectorală este formată din oase de cartilaj și dermice. Oasele de cartilaj sunt: *coracoidul* (ventral) și *scapularul* (dorsal), pe care se articulează piesele bazale ale înotătoarei. La aceste oase se adaugă, anterior, oasele dermice: *clavicula* (ventral) iar deasupra ei și lateral, *cleitrul*, os mare pe care se sprijină coracoidul și *scapularul*. Dorsal față de cleitru, se găsește un *supracleitru*, precedat de un *posttemporal*, prin care centura se prinde de scheletul capului, urmat de unul sau două *postcleitre*.

Centura pelviană are o structură foarte simplă, mai rar putând lipsi (chondrostei). De obicei constă în două oase dermice de care se prind direct radiile osoase externe.

Scheletul *înotătoarelor neperechi* constă în *radii interne osoase* (*pterigofore*), aşezate între apofizele spinoase ale vertebrelor, cu care uneori concresc, sau sunt înfipte liber în musculatură, şi din radii externe osoase dermice numite *lepidotrichii,* mai rar din raze externe cartilaginoase sau elastice. Razele externe pot fi simple sau ramificate dichotomic la vârf.

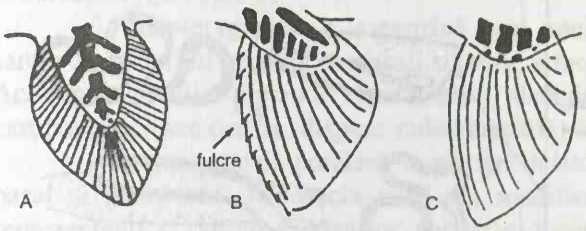


Fig. 49. Osteichthyes. Înotătoarele perechi: A – la sarcopterigieni; B – la actinopterigieni primitivi (cu fulcre la partea anterioară); C – la actinopterigieni evoluaţi (teleosteeni) (după L. Moret, 1940).

Înotătoarele perechi (Fig. 49) sunt de tip *uniseriat*, cu excepţia dipnoilor la care sunt de tip *biseriat*. Ele sunt formate dintr-un ax multiarticulat, mai mult sau mai puţin dezvoltat sau chiar absent, radii interne şi radii externe. Uneori, scheletul înotătoarei se reduce numai la radiile externe (teleostei) (Fig. 60).

Spre deosebire de acantodieni, peştii osoşi nu au înotătoare cu spini şi prezintă un model regular de înlocuire a dinţilor, ca şi peştii cartilaginoşi. Osteichthyenii se deosebesc de chondrichthyeni prin osificarea scheletului şi prezenţa unor organe pneumatice: *plămânii* şi *vezica înotătoare* (Fig. 50). Deoarece aceste organe au avut o importanţă deosebită în evoluţia peştilor şi a vertebratelor, în general, vom face în continuare câteva referiri asupra lor.

În timpul dezvoltării embrionare, aproape toate vertebratele dezvoltă evaginări saciforme ale faringelui sau esofagului care se umplu cu gaze provenite din atmosferă, direct sau indirect. Aceşti saci pneumatici sunt plămânii şi vezica înotătoare. Singurele vertebrate adulte care nu au asemenea saci pneumatici sunt peştii cartilaginoşi, agnatele şi unii peşti teleosteeni marini. După evaginare, aceste organe pneumatice pot păstra legătura cu intestinul anterior printr-un duct sau, dacă nu, pot rămâne izolate ca atare în celom. Sacii aerieni sunt consideraţi *plămâni* atunci când funcţionează ca *organe respiratorii*: ei iau aerul atmosferic prin ductul aerian, realizează schimbul de gaze (oxigen şi dioxid de carbon) şi elimină apoi aerul în atmosferă. Acesta este rolul primar al acestor organe la dipnoi, unii peşti actinopterygieni primitivi (polipteriforme) şi la tetrapode. Plămânii sunt organe perechi care se leagă de intestinul anterior, ventral, prin intermediul unui duct aerian nepereche.

Existenţa plămânilor la peşti a reprezentat unul dintre caracterele fundamentale care a favorizat cucerirea de către vertebrate a uscatului şi apariţia tetrapodelor.

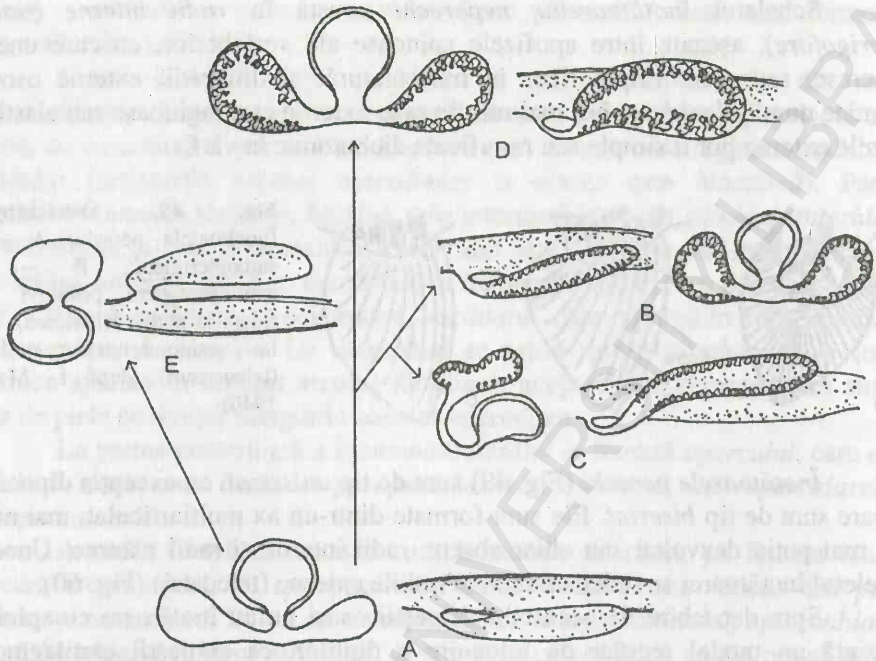


Fig. 50. Evoluţia plămânilor şi a vezicii înotătoare. A – stadiul primitiv cu diverticule respiratorii simple, nevascularizate, situate simetric pe partea ventrală a tubului digestiv (ca la genul actual *Polypterus*); B – stadiul dipnoilor dipneumoni (*Lepidosiren*); C – stadiul dipnoilor monopneumoni (*Neoceratodus*); D – stadiul tetrapodelor amniote, cu plămâni care prezintă suprafaţa internă puternic încreţită şi vascularizată; E – vezica înotătoare de la teleosteeni (după D. Grigorescu, 1980, modificat).

Sacii aerieni sunt consideraţi *vezică înotătoare*, atunci când funcţia lor este în mod primar *hidrostatică*, de echilibru, ca la teleosteeni. Volumul gazului conţinut în sac este reglat automat, ceea ce influenţează greutatea specifică a animalului. În acest caz, ductul aerian nu mai este neapărat necesar, gazul fiind adus de sânge printr-o reţea de vase (la fizoclişti). Eliminarea gazului se face prin resorbţie la nivelul unei suprafeţe de epiteliu modificat, situat spre capătul caudal al vezicii, sau, la peştii fizostomi, aerul poate ieşi direct prin ductul aerian şi prin gură. Atunci când este prezent ductul pneumatic, aerul poate fi înghiţit dar, cel mai adesea, este adus în vezică pe cale sanguină. Vezica înotătoare are rolul de a compensa creşterea greutăţii specifice a corpului ca urmare a osificării scheletului; la unii peşti ea poate avea, secundar, şi rol respirator.

Peştii osoşi reprezintă marea majoritate peştilor actuali. Cei mai vechi reprezentanţi sunt cunoscuţi din depozite marine ale Devonianului inferior, dar ei se vor răspândi rapid şi în apele dulci continentale. Solzi izolaţi aparţinând

peştilor ososi se cunosc încă de la sfârşitul Silurianului. Primii reprezentanţi ai peştilor ososi aveau corpul fusiform, talie mică şi medie; erau înotători activi şi prădători.

Clasificare. Clasa Osteichthyes cuprinde două subclase: Actinopterygii şi Sarcopterygii (Tab. 6).

Actinopterygienii se aseamănă mai mult cu acantodienii decât cu sarcopterygienii în privinţa structurii solzilor, a înotătoarelor şi a cutiei craniene. Actinopterygienii prezintă înotătoare alcătuite din elemente înguste, cartilaginoase sau osoase, dispuse radiar (radiale).

Sarcopterygienii prezintă înotătoare lobate, susţinute de un singur os bazal şi prevăzute cu muşchi care pot modifica postura înotătoarei. Primii reprezentanţi ai sarcopterygienilor, cunoscuţi începând din Devonianul inferior, sunt deja net deosebiţi de actinopterygieni.

Subclasa Actinopterygii

Cuprinde peşti marini şi de apă dulce, cu solzi ganoizi, cicloizi sau ctenoizi, prezentând un schelet osificat în grade diferite. Înotătoarele perechi sunt de tip uniseriat şi euribazal, susţinute pe întrega lor suprafaţă de radii osoase dispuse în evantai (gr. *aktinos* – rază; *pteryx* – aripă, pană). Mişcarea înotătoarelor este controlată, aproape în întregime, de muşchi situaţi în interiorul peretelui corpului; înotătoarele se mişcă ca o unitate, cu excepţia formelor avansate (la sarcopterygieni mişcarea se face cu ajutorul unor muşchi din interiorul înotătoarei). Actinopterygienii primitivi aveau o singură înotătoare dorsală, spre deosebire de sarcopterygieni care aveau două. Înotătoarea codală la actinopterigienii primitivi este deplin heterocercă, fără a prezenta un lob epaxial deasupra notocordului; porţiunea flexibilă a codalei este formată în întregime de lobul hipaxial (la sarcopterygieni există cel puţin un lob epaxial deşi codala este primitiv heterocercă). Codala este, în general, homocercă, mai rar heterocercă, dificercă sau gefirocercă. Solzii şi oasele dermice la actinopterygieni, spre deosebire de sarcopterygieni, nu prezintă cosmină. În constituţia cutiei craniene, lipsesc oasele scvamosal şi postorbital, prezente la sarcopterygieni. Spiraculul se păstrează la puţine forme. Nările interne şi plămânii lipsesc. Vezica înotătoare este de obicei prezentă. Actinopterigienii au apărut în Silurian.

Osificarea progresivă a scheletului şi dezvoltarea unor caractere de specializare au stat la baza împărţirii actinopterigienilor în două infraclase, care reprezintă radiaţii evolutive succesive: Chondrostei şi Neopterygii.

Tabelul 6. Clasificarea peştilor osoşi prezentaţi în text (Clasa Osteichthyes)

Subclasa	Infraclasa	Supraordinul	Ordinul
ACTINOPTERYGII	CHONDROSTEI		Palaeonisciformes
			Redfieldiiformes
			Perleidiformes
			Polypteriformes
			Acipenseriformes
	NEOPTERYGII	Holostei	Semionotiformes
			Pycnodontiformes
			Lepisosteiformes
			Amiiformes
		Teleostei	Pholidophoriformes
			Leptolepiformes
			Osteoglossiformes
			Anguilliformes
			Clupeiformes
			Esociformes
			Salmoniformes
			Gonorynchyformes
			Cypriniformes
			Characiformes
			Siluriformes
			Stomiiformes
			Aulopiformes
			Myctophiformes
			Gadiformes
			Atheriniformes
			Cyprinodontiformes
			Syngnathiformes
			Perciformes
			Pleuronectiformes
			Tetraodontiformes
SARCOPTERYGII	CROSSOPTERYGII	Rhipidistia	Osteolepiformes
			Porolepiformes
			Panderichthyida
		Actinistia	Onychodontiformes
			Coelacanthiformes
	DIPNOI		Diabolepidida
			Dipnoiformes

BCU IAŞI CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Infraclasa Chondrostei

Cuprinde actinopterigieni cu schelet, în mare parte, cartilaginos şi solzi *ganoizi*, de formă rombică. La nivelul capului se găsesc osificări dermice. Notocordul este persistent; nu se formează un corp vertebral. Oasele craniului sunt, în cea mai mare parte, de origine dermică. Operculul este format din trei oase. Claviculele sunt întotdeauna prezente şi bine dezvoltate. Codala este heterocercă. La baza înotătoarelor perechi şi pe linia medio-dorsală a înotătoarei codale se pot întâlni *fulcre* – solzi ganoizi mai puternic dezvoltaţi – cu rolul de a mări rezistenţa acestor înotătoare (Fig. 49-B). La actinopterigienii mai evoluaţi, dezvoltarea unor radii osoase va duce la dispariţia fulcrelor.

Chondrosteii constituie un taxon parafiletic (care are un strămoş comun, dar nu include toţi descendenţii), o treaptă în realizarea caracterelor progresive la actinopterigieni. Cei mai vechi reprezentanţi ai chondrosteilor se cunosc din Devonianul mediu şi aparţin Ordinului Palaeonisciformes.

Ordinul Palaeonisciformes

Paleonisciformele primitive erau peşti de talie mică şi mijlocie, cu corpul fusiform, acoperit cu solzi groşi de tip ganoid, terminat cu o înotătoare codală heterocercă, puternică şi adânc despicată. Notocordul era persistent şi înconjurat de arcuri neurale (la nivelul trunchiului) şi arcuri hemale osificate (în partea posterioară a trunchiului şi la nivelul cozii); centrele vertebrale nu erau osificate. Craniul, relativ greoi, era acoperit cu oase dermice dezvoltate. Gura şi orbitele erau largi. Branhiile erau acoperite de opercule. Cutia craniană are o structură aproape unitară, în care palatopătratul, lung, şi hiomandibularul se articulează reciproc. Craniul este cinetic (la *Cheirolepis*), deschiderea gurii putând fi foarte mare. Ca şi la acantodieni şi la unii rechini, placa occipitală este separată de capsula otică printr-o fisură craniană laterală. O a doua fisură, ventrală, se întinde între bazioccipital şi bazisfenoid. Comparativ cu alţi peşti, septul interorbitar este îngust (ochii fiind relativ mari). Maxilarele sunt lungi şi strâns integrate regiunii laterale a craniului. Cartilajul lui Meckel este aproape complet înlocuit cu oase dermice. Dinţii se formează pe oasele ce mărginesc cavitatea bucală: premaxilar, maxilar şi dentar (ca la majoritatea vertebratelor), dar şi pe palatine. Plăcile jugulare au fost înlocuite, treptat, cu *razele branhiostegale*. Centura pectorală este ataşată la regiunea branhială a craniului. Înotătoarele aveau radii dermice articulate.

Paleonisciformele, cunoscute prin circa 80 de genuri, au reprezentat stocul central al chondrosteilor din Paleozoic şi au continuat să constituie un

grup dominant şi în Mesozoicul inferior. Primele forme, devoniene (*Cheirolepis, Paleoniscus*), sunt cunoscute din depozite de apă dulce.

Palaeoniscus (Fig. 51-A) (Devonian-Permian). Era un peşte de apă dulce, cu corpul fusiform, alungit, acoperit cu solzi ganoizi foarte striaţi, granulaţi sau divers ornaţi. Dinţii sunt mici, conici şi ascuţiţi. Codala heterocercă. Acest gen a fost descoperit şi în formaţiuni carbonifere şi permiene din Banat.

Cheirolepis (Fig. 51-B) (Devonian). Este unul dintre actinopterigienii cei mai primitivi. Corpul, fusiform, de circa 0,50 m lungime, era acoperit cu solzi mici şi se termina cu o înotătoare codală heterocercă, puternică; înotătoarele au formă triunghiulară.

Amblypterus (Fig. 51-C) (Permian). Are corpul fusiform, acoperit cu solzi ganoizi; înotătoarea dorsală este situată la nivelul intervalului dintre înotătoarea ventrală şi cea anală; codala heterocercă.

Din Carbonifer, paleonisciformele se adaptează la viaţa în mediul recifal producând tipuri cu corpul înalt, comprimat lateral, contur eliptic sau circular, asemănătoare cu peştii moderni de recif. Un astfel de gen recifal este *Platysomus* (Fig. 51-D) (Carbonifer-Permian) care avea corpul înalt, cu contur aproape circular, acoperit cu solzi rombici, fin striaţi. Înotătoarea dorsală este lungă – începe de la mijlocul corpului şi ţine până la începutul înotătoarei codale – iar codala este heterocercă şi larg bifurcată.

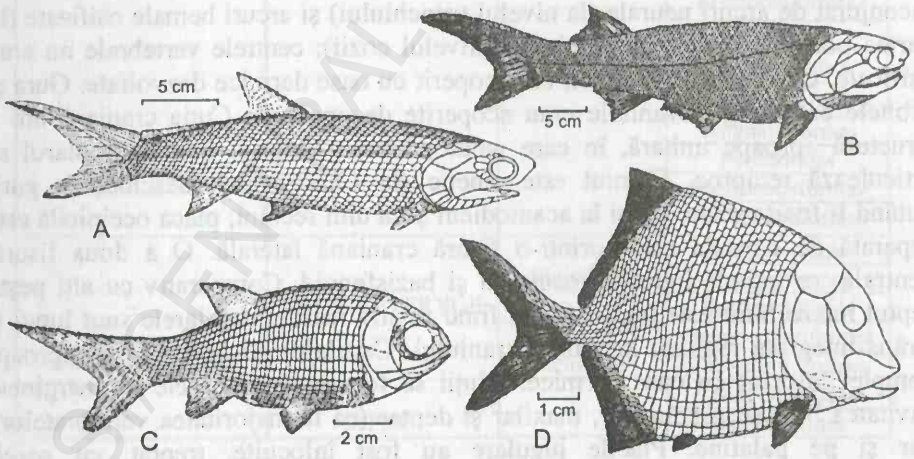


Fig. 51. Palaeonisciformes. A – *Palaeoniscus freieslebeni*, Permian superior; B – *Cheirolepis trailli*, Devonian mediu; C – *Amblypterus*, Permian; D – *Platysomus*, Permian (A din Z. Feider şi colab., 1967; B şi D din L. Davitaşvili, 1956; C din M. Filipescu, 1971).

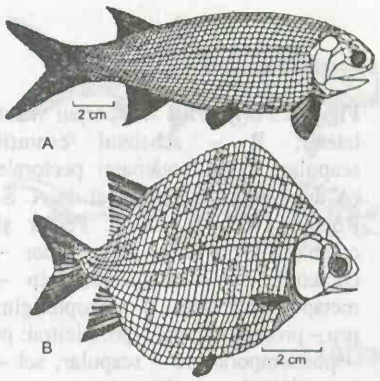


Fig. 52. Subholostei. A – *Redfieldia*, Triasic; B – *Cleithrolepis*, Triasic (din L. Davitaşvili, 1956).

În Devonianul superior şi în Carbonifer, paleonisciformele au cunoscut o intensă radiaţie adaptativă în mediile dulcicole după care, în Permian, ei au invadat mările şi oceanele. În Triasic au intrat în declin, probabil din cauza concurenţei holosteilor, mai evoluaţi.

Descendenţii paleonisciformelor în fauna actuală sunt polipteriformele (Ordinul Polypteriformes) şi sturionii (Ordinul Acipenseriformes).

Trecerea de la chondrosteii paleoniscoidei spre neopterigieni s-a realizat, gradat, prin forme de talie mică numite *subholostei*. Subholosteii aveau solzi ganoizi mai subţiri, codala cu heterocercie redusă, fiind asemănătoare cu cea homocercă; ei au cuprins atât forme cu corpul alungit (*Redfieldia,* Fig. 52-A) cât şi forme cu corpul înalt şi cu contur circular (*Cleithrolepis,* Fig. 52-B). Marea majoritate a subholosteilor a trăit în Triasic.

Ordinul Polypteriformes

Cuprinde peşti ososi reprezentaţi în fauna actuală numai prin două genuri africane de apă dulce (*Polypterus* şi *Calamoichthys*). Se deosebesc de ceilalţi chondrostei prin structura înotătoarelor dorsale şi pectorale. Înotătoarea dorsală este fragmentată în numeroase înotătoare mici, membranoase, susţinute fiecare de câte un spin anterior şi de câteva radii articulate. Înotătoarele pectorale (de tip brachiopterigiu) prezintă un peduncul musculos care este susţinut la interior de două oscioare între care se intercalează o placă triungiulară de natură cartilaginoasă; de la aceste elemente bazale pornesc radiale (pterigofore) care se continuă cu raze dermice (Fig. 53-B). Notocordul este rudimentar iar coloana vertebrală este formată din vertebre amficelice. Corpul este acoperit cu solzi ganoizi; fulcrele lipsesc. Prezintă vezică înotătoare.

În stare fosilă, polipteriformele sunt cunoscute din Eocen (*Polypterus,* Fig. 53-A).

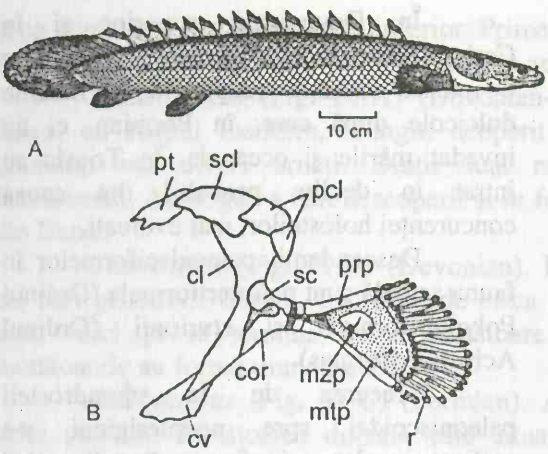


Fig. 53. *Polypterus*. A – corpul văzut lateral; B – scheletul centurii scapulare şi al înotătoarei pectorale (A după Agassiz, modificat de A. S. Romer, 1959; B din Z. Feider şi colab., 1967); cl – cleitru; cor – coracoid; cv – claviculă; mtp – metapterigiu; mzp – mezopterigiu; prp – propterigiu; pcl – postcleitral; pt – posttemporal; sc – scapular; scl – supracleitral; r – radii.

Ordinul Acipenseriformes

Cuprinde chondrostei, cunoscuţi în stare fosilă din Cretacic, cu corpul fusiform, codala heterocercă, fulcre prezente şi numeroase radii articulate la înotătoare. Notocordul şi clavicula sunt prezente. Vertebrele nu au corp vertebral (aspondile).

Acipenseriformele se deosebesc printr-o serie de caractere de peştii ososi primitivi: reducerea solzilor, care sunt restrânşi numai în anumite regiuni ale corpului, craniul este aproape în totalitate cartilaginos, reducerea oaselor dermice ale craniului, capul este prelungit anterior cu un *rostru* iar fălcile sunt foarte scurte (premaxilarele au dispărut), gura este situată ventral.

Slaba osificare a scheletului a fost pusă, la început, pe seama unei posibile legături apropiate cu rechinii. Apoi, când s-a demonstrat că aparţin peştilor ososi, s-a considerat că reprezintă un caracter de primitivitate. În cele din urmă, după ce s-au descoperit peştii ososi paleozoici, care aveau scheletul bine osificat, s-a înţeles că pierderea osificării reprezintă o specializare ulterioară a acipenseriformelor.

La formele actuale vezica înotătoare este prezentă şi comunică cu esofagul.

Primul gen recunoscut ca aparţinând acipenseriformelor este *Chondrosteus* (Fig. 54-A) din Jurasicul inferior, care are un rostru deja format. Genul actual *Acipenser* (Fig. 54-B) este cunoscut din Cretacicul superior al Americii de Nord şi Eurasiei.

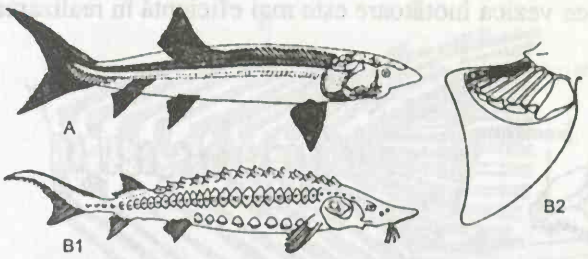


Fig. 54. A – *Chondrosteus*, Jurasic inferior (reconstituire) B – *Acipenser*, Actual; B1 – aspectul corpului; B2 – înotătoarea pectorală (elementele axiale sunt figurate cu nuanță închisă) (A-B1 după R. Carroll, 1988; B2 după K. V. Kardong, 1998).

Infraclasa Neopterygii

Radiația adaptativă a neopterigienilor a presupus modificări importante ale aparatului bucal, cutiei craniene, cozii, care devine mai simetrică, și ale solzilor. Evoluția actinopterigienilor în timpul Mesozoicului a înregistrat schimbări progresive ale aparatului maxilar și hioidian, care au dus la creșterea mărimii și vitezei de deschidere a cavității orofaringiene. Se dezvoltă trei oase noi: simplecticul, supramaxilarul și interopercularul. Maxilarele se scurtează și se eliberează de legătura cu oasele regiunii obrazului (regiunea dintre orbită și articulația fălcii inferioare), căpătând o mare mobilitate. La maxilar se atașează un nou element – supramaxilarul. Capătul distal al hiomandibularului are o mobilitate crescută, permițând o mișcare medio-laterală mai mare a regiunii obrazului și a operculului. Concomitent, se formează un suport pentru articulația fălcii inferioare numit *suspensorium*, prin fuziunea oaselor simplectic, hiomandibular, pătrat și, ulterior, a preopercularului (Fig. 55).

O dată cu creșterea mobilității maxilarelor, cavitatea bucală a luat un aspect tubular, hrana fiind prinsă prin sucțiune. Această protractilitate a fălcilor are la baza următorul mecanism: când gura se deschide, un mușchi adductor tractează extremitatea distală a maxilarului (care are formă de baghetă), verticalizându-l și rotindu-l spre exterior; ca urmare, premaxilarul este împins în sus și înainte iar falca inferioară este împinsă înainte (Fig. 55-C). Acum gura capătă maximul de lărgime și lungime, putând absorbi un volum de apă care conține hrana. Acest mod de hrănire este fundamental pentru neopterigieni.

Cutia craniană se modifică pentru o atașare mai eficientă a musculaturii globilor oculari și a mușchilor epaxiali, care ridică partea anterioară a craniului în timpul deschiderii gurii; la nivelul craniului, se formează fose posttemporale pentru prinderea mușchilor epaxiali. Evoluția foselor post-temporale este corelată cu dezvoltarea unui os medial, *supraoccipitalul,* care este o componentă caracteristică a craniului majorității teleosteenilor. Solzii se subțiază iar centrele vertebrale se osifică pentru a ușura mișcările rapide. Coada devine mult mai

simetrică (Fig. 56) pe măsură ce vezica înotătoare este mai eficientă în realizarea unei flotabilităţi neutre.

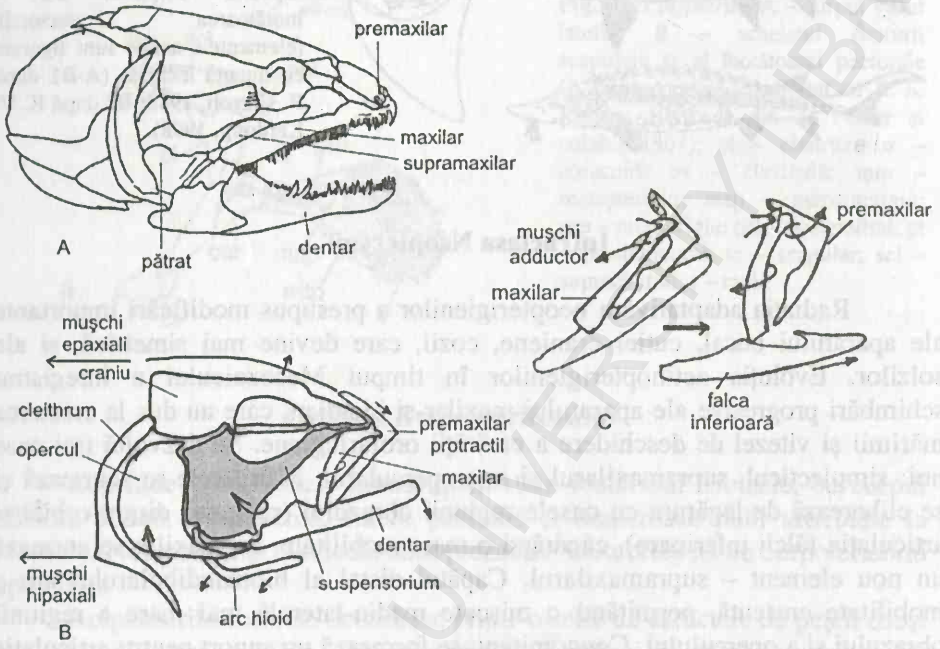


Fig. 55. Neopterygii. A – craniul unui neopterigian non-teleosteean (*Amia*) cu principalele elemente ale fălcilor figurate; B – craniul şi modul de deschidere a fălcilor la un neopterigian evoluat (teleostean); C – detaliu cu mişcarea oaselor fălcilor în timpul protractilităţii gurii (A – după P. Bănărescu, 1964, modificat; B – după G. V. Lauder, 1980, modificat; C după Alexander, 1975, în M. Benton, 2000).

Solzii ganoizi, groşi, ai primilor actinopterigieni aveau, fără îndoială, un rol protector important, dar ei, probabil, limitau mobilitatea corpului şi adăugau o greutate considerabilă acestuia. Începând din Devonian, solzii ganoizi au început, în mod gradat, să se subţieze. Concomitent cu acest proces, s-a modificat forma rombică a solzului în una circulară (*cicloidă*). La paleonisciforme, solzii groşi împiedicau curbarea laterală rapidă a corpului iar notocordul nu era întărit pentru a rezista presiunii contracţiilor muşchilor laterali ai corpului. Ca urmare, reducerea solzilor la neopterigieni a fost însoţită de osificarea gradată a centrelor vertebrale. Aceste schimbări au apărut la mai multe grupe distincte de chondrostei mesozoici, numiţi în general *holostei*, din care unul a dat naştere teleosteenilor.

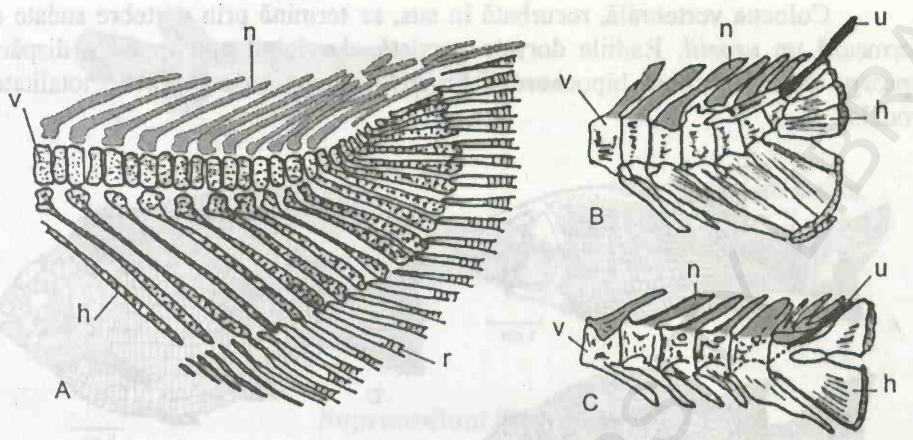


Fig. 56. Simplificarea structurii interne a înotătoarei codale la neopterigieni. A – un neopterigian primitiv (*Amia*); B – un teleostean primitiv (*Thymallus*); C – un teleostean evoluat (*Cottus*) (A după Patterson, 1973, modificat; B şi C din Dornescu şi Necrasov, 1968); h – apofize hipurale; n – apofize neurale; v – vertebre; u – urostil.

Holosteii şi formele lor avansate, *teleosteii,* prezintă trăsături care se înlocuiesc treptat, unele dintre acestea fiind convergente; din acest motiv, aceste două grupe heterogene de peşti, care reprezintă niveluri de evoluţie ale neopterigienilor, nu au putut primi o valoare sistematică unanim acceptată. Separarea ordinelor de holostei şi a celor de teleostei în două supraordine, prezentate în continuare, este pur formală.

Supraordinul Holostei

Holosteii constituie un grup heterogen de peşti osoşi cu schelet mai bine osificat, solzi ganoizi mai subţiri sau cicloizi, ceea ce îi apropie de teleosteeni. Craniul este mai asemănător cu cel al teleosteenilor dar falca inferioară este formată din oase mai multe. Maxilarele sunt scurte, articulaţia lor (amfistilică) fiind plasată mult anterior faţă de paleonisciforme. Aparatul opercular este perfecţionat, branhiile fiind mai bine protejate. Sub falca inferioară se află o placă jugulară mediană. Notocordul (teaca scheletogenă) şi o mare parte din schelet sunt osificate. Vertebrele sunt acentrice sau arcocentrice. Clavicula lipseşte sau este prezentă într-o formă rudimentară. Înaintea înotătoarelor perechi există, de obicei, fulcre. Înotătoarea codală este heterocercă sau homocercă; în acest din urmă caz, ea este simetrică la exterior, fiind susţinută numai de radiile externe (lepidotrichii) care se sprijină pe un endoschelet redus, disimetric.

Coloana vertebrală, recurbată în sus, se termină prin vertebre sudate ce formează un *urostil*. Radiile dorsale persistă, dar lobul epichordal a dispărut aproape complet; lobul hipochordal, hipertrofiat, reprezintă practic totalitatea codalei.

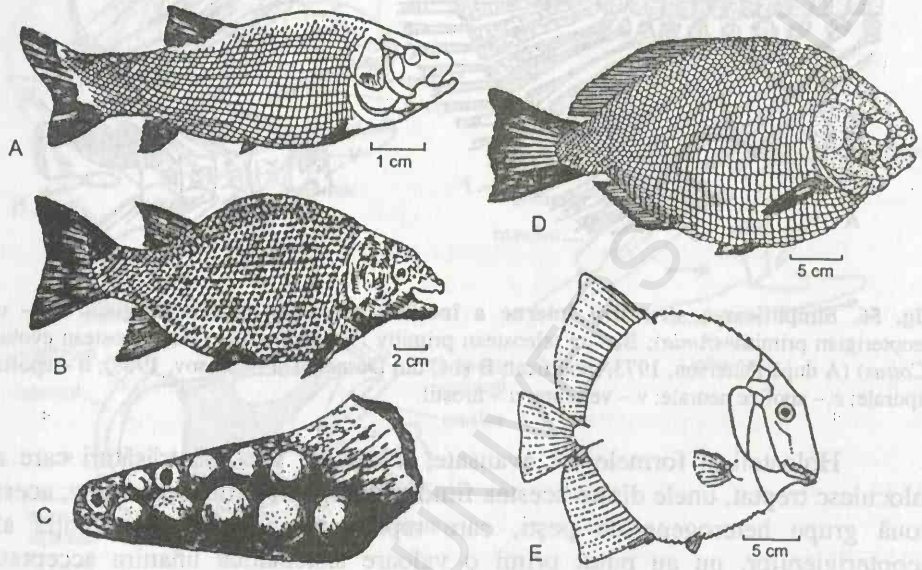


Fig. 57. Holostei mesozoici. A – *Semionotus*, Triasic; B – *Lepidotus*, Jurasic superior; C – maxilarul inferior de *Lepidopus neocomiensis*; D – *Dapedius*, Jurasic; E – *Mesodon*, Jurasic (A-D din L. Davitaşvili, 1956; E din F. H. Pough şi colab., 1996).

Ca şi chondrosteii, holosteii s-au diversificat în tipuri pelagice cu corpul fusiform precum *Semionotus* (Triasic) (Fig. 57-A), *Lepidotus* (Jurasic) (Fig. 57-B), din Ordinul Semionotiformes, ca şi în tipuri recifale: *Mesodon* (Triasic) (Fig. 57-E), Ordinul Pycnodontiformes, şi *Dapedius* (Jurasic) (Fig. 57-D), Ordinul Semionotiformes, cu corpul discoidal, dinţii rotunzi, adaptaţi la sfărâmat şi dispuşi atât pe maxilare cât şi pe cerul gurii (pe oasele palatine, vomere şi splenial) (Fig. 57-C). Picnodonţii jurasici s-au menţinut până în Eocen.

Holosteii se individualizează ca grup începând cu Permianul superior şi ating apogeul în Jurasic când, alături de rechinii hibodonţi, au fost cei mai răspândiţi peşti marini. Pe parcursul Cretacicului, holosteii intră în declin, fiind înlocuiţi de teleosteeni. În prezent, supravieţuiesc doar două genuri: *Lepisosteus* şi *Amia* (Fig. 58), care trăiesc în râurile şi lacurile din America Centrală şi de Nord.

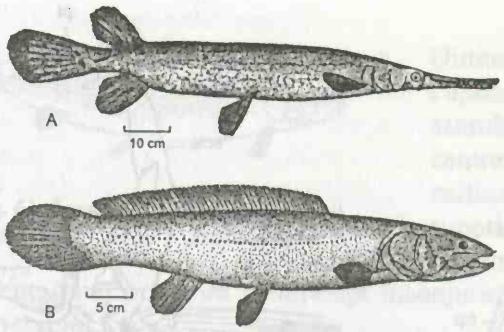


Fig. 58. Holostei actuali.
A – *Lepisosteus*; B – *Amia*
(din A. S. Romer, 1966).

Supraordinul Teleostei

Teleosteenii reprezintă cel mai numeros şi diversificat (morfologic şi ecologic) grup de vertebrate actuale, înregistrând 20843 de specii de peşti grupate în 35 de ordine şi 409 familii, cu răspândire în toate mediile domeniului acvatic (inclusiv cel abisal). Sunt actinopterigieni cu schelet, în general, osificat, musculatură puternică, înot rapid. Vertebrele sunt osificate şi au centrumul bine dezvoltat. Supraoccipitalul este bine dezvoltat. Oasele fălcii superioare adesea nu sunt sudate între ele. Comparativ cu holosteii, falca inferioară este alcătuită dintr-un număr redus de oase. Septele branhiale sunt scurte (Fig. 59). Razele branhiostegale sunt bine dezvoltate. Operculul este format din patru oase. Clavicula lipseşte. Înotătoarele perechi sunt uniseriate alcătuite mai ales din radiile externe (Fig. 60). Codala homocercă (rareori gefirocercă) este constituită din lepidotrichii. La teleosteenii primitivi, spinele hemale turtite, numite *hipurale*, se articulează la urostil; la cei evoluaţi, urostilul se atrofiază, hipuralele se reduc numeric (la una-două) dar se măresc şi rămân sudate la o vertebră normală, codala devenind secundar simetrică în ceea ce priveşte endoscheletul (Fig. 58-B-C).

Corpul este acoperit cu solzi elasmoizi (cicloizi sau ctenoizi). Fulcrele întotdeauna lipsesc. Vezica înotătoare păstrează legătura cu esofagul la teleosteenii *fizostomi* şi pierde această legătură la cei *fizoclişti*. Aceste caracteristici se întâlnesc la grupe foarte diferite de teleosteeni, neapropiate filogenetic. Astfel, teleosteeni fizostomi sunt clupeomorfele (*Clupea, Alosa, Caspialosa, Sardinella),* salmonidele (*Salmo),* cipriniformele (*Cyprinus, Barbus, Leuciscus, Tinca, Silurus*). Teleosteeni fizoclişti sunt perciformele (Serranidae, Percidae, Sparidae, Cichlidae).

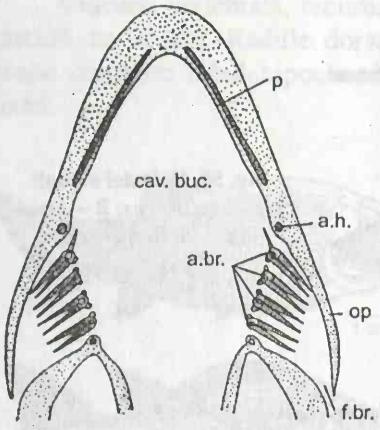


Fig. 59. Teleostei. Secțiune frontală prin regiunea branhială (din Z. Feider și colab., 1967); a. br. – arcuri branhiale; a. h. – arc hioidian; cav. buc. – cavitatea bucală; f. br. – fantă branhială, op – opecul.

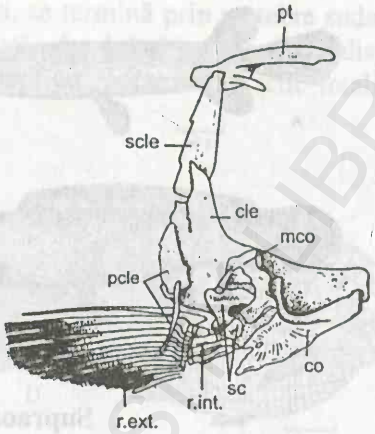


Fig. 60. Teleostei. Centura scapulară și înotătoarea pectorală (*Salmo*) (din Z. Feider și colab., 1967); c – coracoid, cle – cleitru; mco – mesocoracoid, pcle – postcleitral; pt – posttemporal; r. ext. – raze externe; r. int. – raze interne; sc – scapular; scle – supracleitral.

În urechea internă, teleosteenii prezintă *otolite* – mici corpusculi calcaroși cu rol în echilibru; asemenea corpusculi se întâlnesc și la alți actinopterigieni și au fost puși în evidență și la unii acantodieni. Otolitele deseori se găsesc separate de celelalte părți scheletice și sunt utilizate în corelările biostratigrafice.

Clasificarea teleosteenilor. Fiind un grup cu o diversificare extraordinară, la care apariția trăsăturilor definitorii s-a realizat treptat, s-a ajuns la gruparea diferitelor ordine de teleosteeni în unități intermediare (și uneori provizorii) ordinului și infraclasei (diviziuni, subdiviziuni, cohorte, subcohorte etc.). Acest fapt face clasificarea teleosteenilor greoaie. Pentru a simplifica această clasificare, în care se amestecă taxoni monofiletici cu taxoni parafiletici, am folosit subunitatea de *grupă*, care nu prezintă un rang taxonomic anumit, cuprinzând în înțelesul ei mai multe ordine ce împart o serie de caractere comune.

Stocul bazal al teleosteenilor este constituit de reprezentanții ordinelor Pholidophoriformes și Leptolepiformes. Cei mai vechi teleosteeni aparțin Ordinului Pholidophoriformes, cunoscuți în intervalul Triasic-Cretacic. Erau pești de talie mică și prezentau multe asemănări cu teleosteenii moderni: solzi subțiri, neurocraniu osificat, codala simetrică superficial, fulcrele absente. Un exemplu este *Pholidophorus* din Triasic mediu-Jurasic superior. Multe specii aveau dinți mari (prădători activi) și prezentau încă solzi rombici acoperiți cu un strat subțire de ganoină iar centrele vertebrale erau slab osificate.

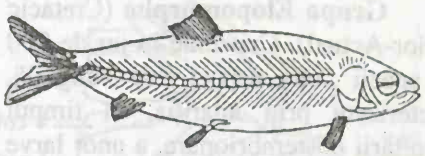


Fig. 61. *Leptolepis* – unul dintre primii teleosteeni (după V. Barbu, 1968).

Ordinul Leptolepiformes (Jurasic superior-Cretacic superior) cuprinde forme mult mai asemănătoare cu teleosteeni moderni, centrele vertebrale fiind pe deplin osificate. *Leptolepis* (Fig. 61) (Jurasic superior-Cretacic), de 10 cm lungime, se caracterizează prin persistența unui notocord neîntrerupt înconjurat de corpurile inelare, osificate, ale vertebrelor.

Teleosteenii mesozoici aveau corpul fusiform, relativ puțin înalt; resturile lor scheletice provin din depozite de origine marină.

În Neozoic, varietatea morfologică a teleosteenilor crește foarte mult. Teleosteeni neozoici, împreună cu strămoșii lor direcți din Mesozoic sunt cuprinși în patru grupe, individualizate treptat, pe parcursul evoluției: Osteoglossomorpha, Elopomorpha, Clupeomorpha și Euteleostei.

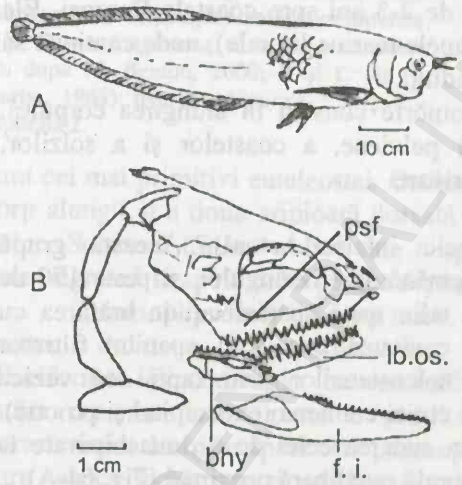


Fig. 62. Osteoglossomorpha. A – *Osteoglossum* (Actual); B – elementele aparatului bucal la un osteoglosomorf (după M. Benton, 2000, modificat); bhy – bazibranhial; f. i. – falca inferioară; lb. os. – limbă osoasă; psf – parasfenoid.

Grupa Osteoglossomorpha (Jurasic superior-Actual). Această grupă, redusă astăzi la circa 200 de specii de apă dulce, se caracterizează în special prin alcătuirea aparatului bucal. Deși maxilarele poartă dinți, prada este apucată cu dinții de pe parasfenoid, situat pe plafonul fălcii superioare, și cu dinții de pe o *limbă osoasă* situată pe falca inferioară, susținută de bazihialele dințate și de glosohiale (de unde și denumirea de „forme cu limbă osoasă": gr. *osteon* – os, *glossa* – limbă, *morphe* – formă) (Fig. 62-B).

Din fauna actuală citățm genul *Osteoglossum* (Ordinul Osteoglossiformes), un prădător din Amazon de circa un metru lungime (Fig. 62-A), și *Arapaima*, tot din Amazon, care este cel mai mare pește osos actual de apă dulce (poate depăși 3 m lungime).

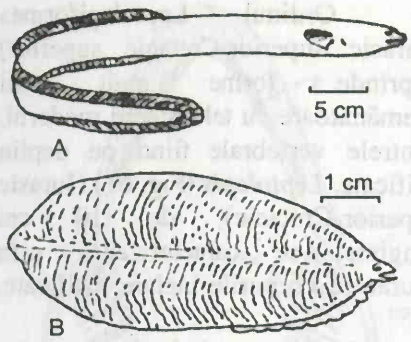


Fig. 63. Elopomorpha. *Anguilla*, un elopomorf actual; B – larva leptocefal (după M. Benton, 2000).

Grupa Elopomorpha (Cretacic inferior-Actual). Cuprinde în jur de 800 de specii cu aspect de anghilă, caracterizate prin apariția, în timpul dezvoltării postembrionare, a unor larve specializate numite *leptocefali*. Aceste larve, cu aspect foliaceu (Fig. 63-B), sunt adaptate la viața de la suprafața oceanului și pot parcurge distanțe mari duse de curenții oceanici.

O specie comună este *Anguilla anguilla* (Fig. 63-A) (Ordinul Anguilliformes) la care adulții trăiesc în apele dulci europene care se varsă în Atlanticul de Nord și Marea Mediterană. Pentru a se reproduce, adulții migrază în Marea Sargaselor, unde depun ouăle și apar leptocefalii (adulții mor apoi). Larvele, pe parcursul dezvoltării lor, sunt purtate pasiv de Curentul Golfului timp de 2-3 ani spre coastele Europei. Ele pătrund în apele dulci (o parte rămân în apele marine litorale), unde continuă să se metamorfozeze, apoi se transformă în adulți.

Modificările scheletului la elopomorfe constau în alungirea corpului, pierderea înotătoarei codale, a centurii pelviene, a coastelor și a solzilor, fuziunea elementelor în cadrul fălcii superioare.

Grupa Clupeomorpha (Cretacic inferior-Actual). Această grupă cuprinde peste 350 de specii actuale, asemănătoare heringului, și peste 150 de specii fosile. Sunt, în general, pești de talie mică specializați în hrănirea cu microplancton. Hrana este aspirată în cavitatea bucală și aparatul filtrator branhial. Ele se deosebesc în cadrul teleosteenilor prin faptul că vezica înotătoare se extinde în interiorul oaselor cutiei craniene (exoccipital și prootic). Înotătoarea codală se caracterizează prin sudarea celei de a doua hipurale la prima vertebră urală în timp ce prima hipurală este liberă proximal (Fig. 64-A).

Ordinul Clupeiformes. *Clupea longimana* (Fig. 64-B) (Terțiar) are corpul alungit și înotătoarele abdominale situate în dreptul înotătoarei dorsale.

Alosa nordmani (Fig. 64-C) (Pliocen inferior). Este de dimensiuni relativ mari și se recunoaște după dungile divergente de pe opercul – dungi care pornesc din colțul superior și anterior spre marginea liberă a acestuia. A fost descrisă de Grigore Antipa.

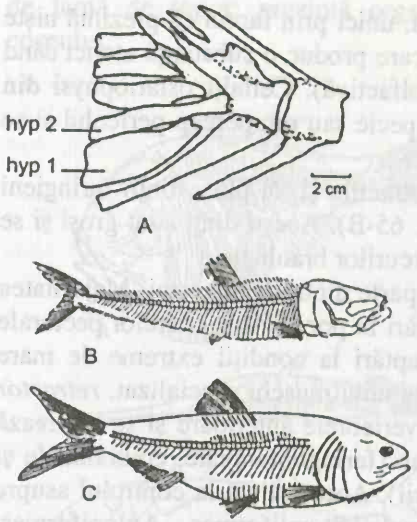


Fig. 64. Clupeomorpha. Codala unui clupeomorf şi dispoziţia elementelor hipurale; B – *Clupea longimana;* C – *Alosa nordmani* (A după M. Benton, 2000; B şi C din V. Barbu, 1968); hyp 1 – hipurala 1; hyp 2 – hipurala 2.

Grupa Euteleostei (Cretacic superior-Actual). Reprezintă cel mai mare grup de teleosteeni, cu circa 17000 de specii din 375 de familii. Caracterele nou apărute la aceşti peşti constau în prezenţa unei aripioare adipoase, posterior, pe linia mediodorsală a corpului, prezenţa de tuberculi nupţiali pe cap şi restul corpului, dezvoltarea, la formele primitive, a unei prelungiri membranoase anterioare pe primul arc uroneural. Euteleosteii se pot diviza în trei subgrupe principale, foarte inegale: Esociformes plus Salmoniformes, Ostariophysi şi Neoteleostei.

Ordinul Esociformes cuprinde un mic grup de peşti prădători de apă dulce (de exemplu ştiuca), cunoscuţi încă din Cretacicul superior, la care înotătoarea dorsală este mult deplasată posterior, ajungând deasupra analei. Ei sunt cei mai primitivi euteleostei. Ordinul Salmoniformes se caracterizează prin corp alungit şi a doua aripioară dorsală adipoasă. Sunt peşti marini sau de apă dulce. Somonul (*Salmo salar*) este o specie anadromă din nordul Atlanticului care migrează în apele dulci pentru depunerea icrelor.

Ostariophysi este un grup mare, de peste 6000 de specii, ce aparţin mai multor ordine: Gonorynchiformes, Cypriniformes, Characiformes şi Siluriformes. Ei constituie, cu certitudine, un grup monofiletic ce reprezintă astăzi cea mai mare parte a peştilor de apă dulce (aproximativ 80%). Caracteristica lor principală este prezenţa unui aparat auditiv care face legătura între vezica înotătoare şi urechea internă, numit *aparatul lui Weber*. El este alcătuit din vertebre cervicale modificate, coaste şi arcuri neurale (Fig. 65-A). Acest aparat constă din trei perechi de osicule care reprezintă apofize vertebrale detaşate ale primelor trei vertebre anterioare (cu contribuţia vertebrei a patra şi chiar a cincea). Osiculele (*tripus, intercalarium, scaphium*) înregistrază tensiunea din interiorul vezicii şi transmit vibraţiile vezicii înotătoare la urechea internă (într-un mod analog osiculelor auditive de la mamifere). Astfel, aceşti peşti pot auzi (numai sunete de înaltă frecvenţă). De la prezenţa acestui aparat auditiv vine şi numele grupului (gr. *ostarion* – os mic; gr. *physallis* – vezică).

Peştii ostariophysi sunt, de asemenea, unici prin faptul că prezintă nişte celule epidermice speciale cu rol de alarmă care produc o substanţă atunci când peştii sunt speriaţi sau răniţi (comunicare olfactivă). Ceilalţi ostariophysi din vecinătate, indiferent dacă sunt din aceeaşi specie sau nu, percep pericolul şi se împrăştie.

Numeroşi ostariophysi au fălcile protractile şi, în plus, dinţii faringieni acţionează ca o a doua pereche de fălci (Fig. 65-B). Aceşti dinţi sunt groşi şi se dezvoltă pe oasele faringiene inferioare ale arcurilor branhiale.

Neoteleosteii cuprind cea mai mare parte dintre euteleostei. Majoritatea se caracterizează prin: radii ţepoase, modificări în poziţia înotătoarelor pectorale şi pelviene şi ale proporţiilor corpului, adaptări la condiţii extreme de mare adâncime. Caracterul lor comun este prezenţa unui muşchi specializat, *retractor arcuum branchialium,* care are originea pe vertebrele anterioare şi se inserează pe elementele dorsale ale aparatului faringian (faringobranhiale, epibranhiale şi pe plăcile dinţate faringiene de pe cerul gurii). Acesta ajută la controlul asupra prăzii, la sfărâmat şi la înghiţire. Ordinele Stomiiformes, Aulopiformes, Myctophiformes cuprind cei mai primitivi teleosteeni la care acest muşchi s-a dezvoltat. În Cretacic, aceştia erau peşti nectonici, descendenţii lor actuali fiind peşti de mare adâncime.

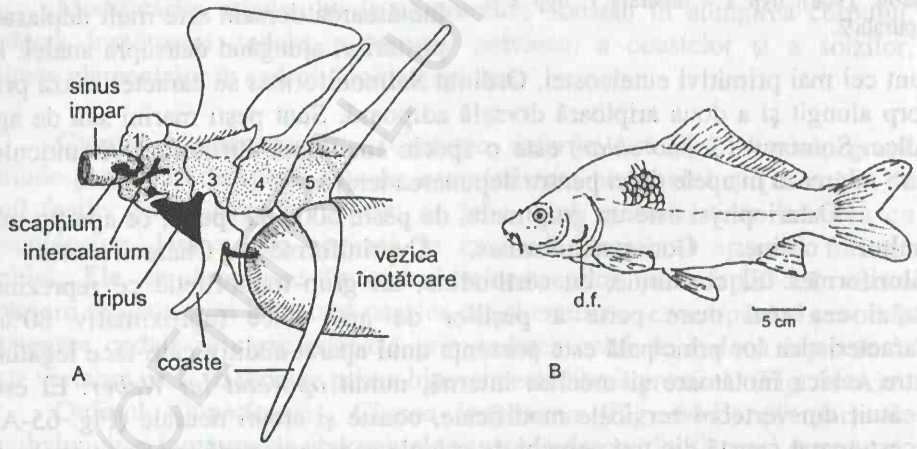


Fig. 65. Ostariophysi. A – aparatul lui Weber (cu negru) la teleosteeni; 1-5, centrele primelor cinci vertebre; sinusul impar este o prelungire a spaţiului perilimfatic; B – *Cyprinus*; d. f. – poziţia dinţilor faringieni (A după G. Kent, 1965; B după H. Pough şi colab., 1989).

Ordinul Stomiiformes. *Argyropelecus* (Fig. 66-A) (Oligocen-Actual). Este un peşte de mare adâncime dintre teleosteenii fizoclişti, cu corpul în formă

de lamă de topor; prezintă organe luminiscente pe partea ventrolaterală a corpului.

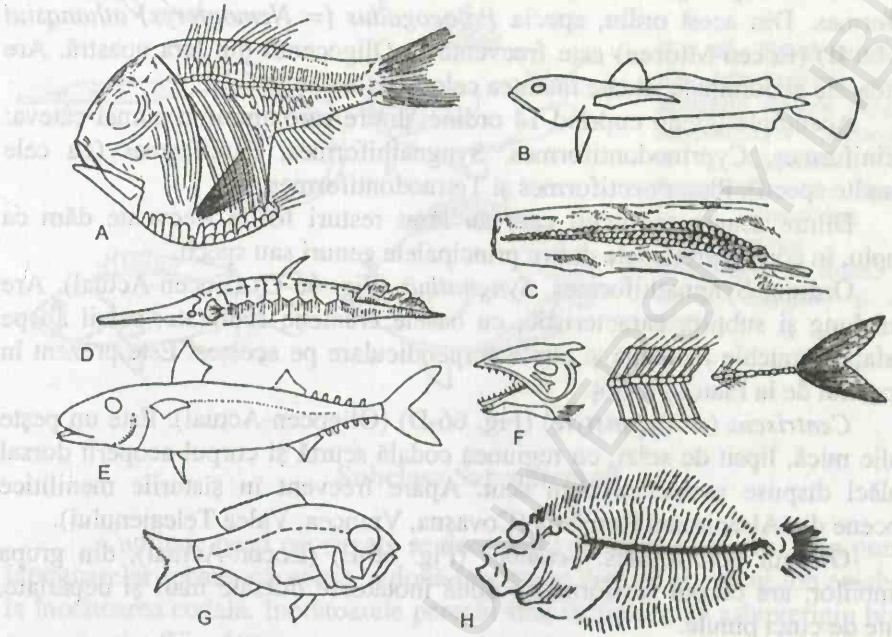


Fig. 66. Neoteleostei. A – *Argyropelecus cosmovicii*; B – *Palaeogadus (=Nemopteryx) athanasiui*; C – *Syngnathus incompletus;* D – *Centriscus (=Amphistyle) strigata;* E – *Scomber voiteştii*; F – *Lepidopus glarisianus*; G – *Serranus simionescui*; H – *Rhombus stamatini* (după V. Barbu, 1968).

Cea mai numeroasă grupă de neoteleostei, care se diversifică extraordinar la începutul Neozoicului, este Acanthomorpha – teleosteenii cu radii ţepoase. Spre deosebire de teleosteenii primitivi, la care înotul se realizează prin mişcări sinuoase ale trunchiului, la acantomorfe trunchiul este scurt, rigid, puternic turtit lateral, iar forţa de înot este dată, aproape în totalitate, de mişcarea amplă şi rapidă a înotătoarei codale. Aceşti peşti realizează cele mai mari viteze de înot (70 km/h în cazul tonului). Radii ţepoase apar, în special, la înotătoarea dorsală, dar, uneori, se întâlnesc şi la înotătoarea anală şi la înotătoarele perechi. Spinii au rol în apărare sau în controlul locomoţiei. Solzii elasmoizi sunt de un tip aparte; ei au marginea posterioară prevăzută cu ţepi aşezaţi în formă de pieptene şi de aceea se numesc *solzi ctenoizi* (gr. *kteis*, *ktenos* – pieptene, creastă) (Fig. 14-D2).

La Paracanthopterygii (Cretacic superior-Actual), forme mai primitive (de exemplu codul), maxilarul poate fi mişcat amplu dar premaxilarul rămâne

relativ imobil. La Acanthopterygii (Cretacic superior-Actual), teleosteii cei mai evoluaţi, premaxilarul este protractil.

Paracantopterigienii cuprind şase ordine dintre care citäm Ordinul Gadiformes. Din acest ordin, specia *Palaeogadus (= Nemopteryx) athanasiui* (Fig. 66-B) (Eocen-Miocen) este frecventă în Oligocenul din ţara noastră. Are înotătoarele abdominale situate înaintea celor pectorale.

Acantopterigienii cuprind 14 ordine, dintre care amintim numai câteva: Atheriniformes, Cyprinodontiformes, Syngnathiformes, Perciformes (cu cele mai multe specii), Pleuronectiformes şi Tetraodontiformes.

Dintre acantopterigienii care au lăsat resturi fosile frecvente dăm ca exemplu, în continuare, unele dintre principalele genuri sau specii.

Ordinul Syngnathiformes. *Syngnathus* (Fig. 66-C) (Eocen-Actual). Are corpul lung şi subţire, caracteristic, cu oasele craniene sculptate; solzii au pe suprafaţă o muchie mediană şi altele perpendiculare pe acestea. Este prezent în Oligocenul de la Piatra-Neamţ.

Centriscus (= *Amphistyle*) (Fig. 66-D) (Oligocen-Actual). Este un peşte de talie mică, lipsit de solzi, cu regiunea codală scurtă şi corpul acoperit dorsal de plăci dispuse asemenea unui scut. Apare frecvent în şisturile menilitice oligocene din Alsacia sau România (Covasna, Vrancea, Valea Teleajenului).

Ordinul Perciformes. *Scomber* (Fig. 66-E) (Eocen-Actual), din grupa scrumbiilor, are corpul fusiform, cu două înotătoare dorsale mari şi depărtate, urmate de cinci pinule.

Lepidopus (Fig. 66-F) (Eocen-Actual). Era un peşte pelagic ce putea atinge lungimea de un metru; are corpul turtit lateral, cu aspect de panglică.

Serranus (Fig. 66-G) (Eocen-Actual). Are corpul scurt şi lăţit în partea anterioară.

Ordinul Pleuronectiformes. *Rhombus* (= *Scophthalmus*) (Fig. 66-H) (Eocen-Actual), adaptat la viaţa bentonică, are corpul turtit latero-lateral şi ochii deplasaţi pe aceeaşi parte (pe partea stângă).

Pe parcursul Neozoicului, teleosteenii realizează o extraordinară varietate de tipuri morfologice adaptative; câteva dintre acestea sunt prezentate în figura 67. La începutul Neozoicului, mai numeroase sunt clupeomorfele. Apoi cunosc o dezvoltare remarcabilă peştii ostariophysi şi acantopterigienii. În Paleogen, este cucerit şi domeniul abisal al oceanelor, teleosteenii fiind singurul grup de vertebrate care s-a adaptat în acest mediu restrictiv al planetei. La sfârşitul Paleogenului, se individualizează peştii cu corpul puternic comprimat lateral (Pleuronectiformes) şi cei cu morfologie aberantă (Syngnathiformes).

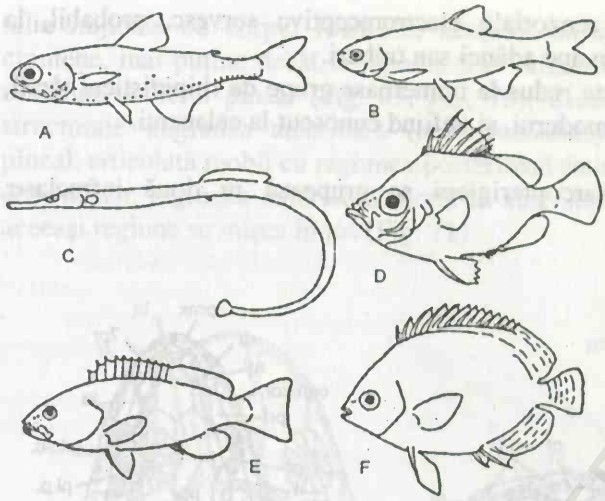


Fig. 67. Tipuri morfologice ale teleosteenilor neozoici ilustrând diverse modalităţi adaptative. A – Myctophidae; B – Cyprinidae; C – Syngnathidae; D – Caproidae; E – Serranidae; F – Chaetodontidae (după Greenwood şi colab., 1966, din E. Hanganu şi colab., 1983).

Subclasa Sarcopterygii

Cuprinde peşti osoşi care se deosebesc de actinopterigieni prin prezenţa înotătoarelor lobate, cărnoase, a două înotătoare dorsale şi a unui lob epichordal la înotătoarea codală. Înotătoarele perechi sunt de tipul unui arhipterigiu biseriat sau uniseriat (Fig. 68).

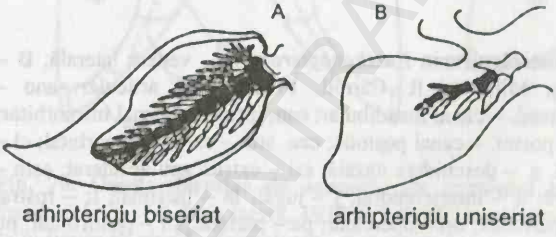


Fig. 68. Sarcopterygii. Tipuri de înotătoare pectorale: A – arhipterigiu biseriat la dipnoi (*Neoceratodus*); B – arhipterigiu uniseriat la crosopterigieni (*Eusthenopteron*) (după K. V. Kardong, 1998).

O trăsătură importantă specifică este prezenţa unui sistem senzorial special asociat cu straturile superficiale ale scheletului dermic. Un material numit *cosmină* acoperă osul spongios şi lamelar, la nivelul oaselor dermice ale craniului, al centurii pectorale şi al solzilor (la rhipidistienii timpurii şi dipnoi). Cosmina este un material complex de os şi ţesuturi moi care include un strat de dentină, străbătută la interior de un sistem de canale ce comunică la exterior prin pori, şi o reţea complicată de canale de legătură (Fig. 14-B). Dentina şi sistemul de pori şi canale sunt acoperite de un strat de smalţ străpuns de mici pori

senzoriali. Aceste structuri senzoriale electroreceptive servesc, probabil, la orientarea sarcopterigienilor în ape adânci sau tulburi.

Stratul de cosmină este redus la numeroase grupe de rhipidistieni târzii, dispărând complet la dipnoii moderni, şi nefiind cunoscut la celacanţi.

Clasificare. Peştii sarcopterigieni se grupează în două infraclase: Crossopterygii şi Dipnoi.

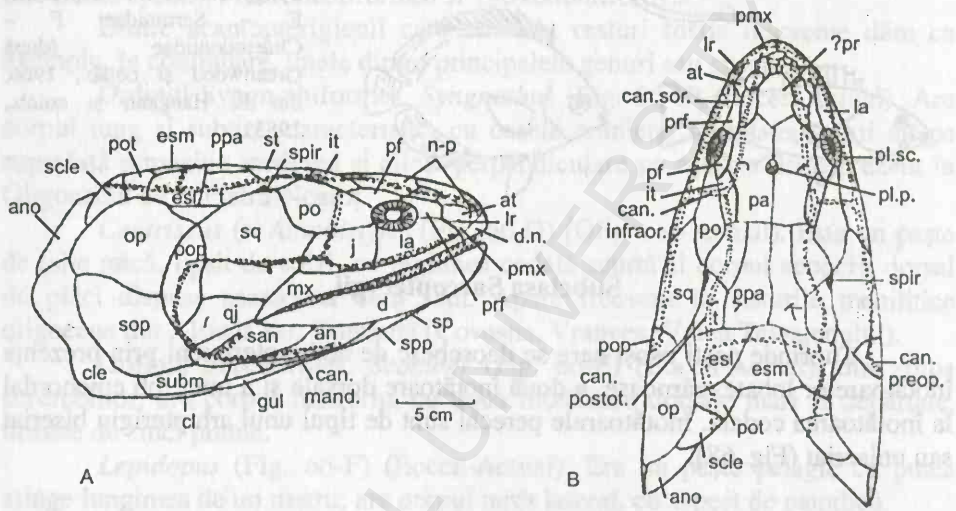


Fig. 69. Craniul la crosopterigianul osteolepiform *Eusthenopteron*. A – vedere laterală; B – vedere dorsală (după Moy-Thomas şi Miles în R. Carroll, 1988); ar – articular; ano – anocleithrum; at – tectal anterior; can. mand. – canal mandibular; can. infraor. – canal infraorbitar; can. preop. – canal – preopercular; can. postot. – canal postotic; can. sor. – canal supraorbital; cl – claviculă; cle – cleithrum; d – dentar; d. n. – deschidere nazală; esl – extrascapular lateral; esm – extrascapular medial; gul – placă gulară; it – intertemporal; j – jugal; la – lacrimal; lr – rostral lateral; mx – maxilar; n-p – serie nazo-parietală; op – opercular; pa – parietal; pf – postfrontal; pl. p. – plăci pineale; pl. sc. plăci sclerotice; pmx – premaxilar; po – postorbital; pop – preopercular; ?pr – postrostral; pot – posttemporal; ppa – postparietal; prf – prefrontal; qj – pătrato-jugal; san – supraangular; scle – supracleithrum; sop – subopercular; sp – splenial; spir – spiracul; spp – postsplenial; sq – scvamosal; st – supratemporal; subm – submandibular; t – tabular.

Infraclasa Crossopterygii

Cuprinde peşti osoşi vechi, cunoscuţi încă din Devonianul inferior, care au fost foarte răspândiţi în Paleozoic şi Mesozoic. Crosopterigienii erau peşti de

talie mijlocie cu corpul fusiform, acoperit cu solzi cosmoizi. Oasele bolții craniene, mai puține decât la dipnoi, erau ornamentate. Între oasele frontale se deschide orificiul pineal (Fig. 69, Fig. 70). Craniul se divide în două unități structurale: regiunea anterioară (etmosfenoidală), care cuprinde și orificiul pineal, articulată mobil cu regiunea posterioară (otico-occipitală). Când fălcile se deschideau, regiunea anterioară oscila în sus; atunci când fălcile se închideau, aceeași regiune se mișca în jos (Fig. 71).

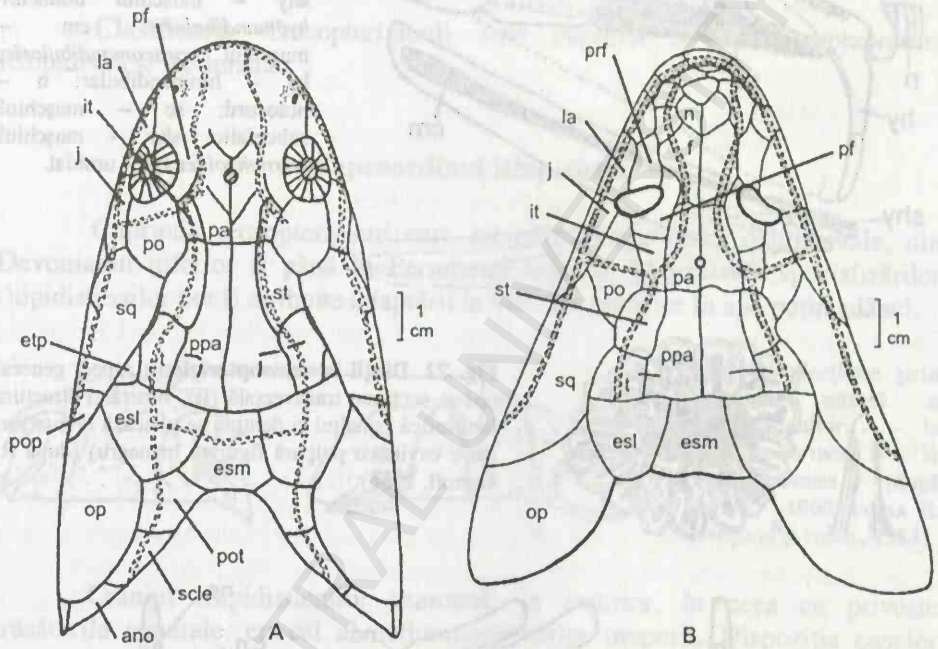


Fig. 70. Oasele dermice de acoperiș ale craniului la rhipidistieni. A – *Osteolepis*; B – *Panderichthys* (A după Jarvik, 1972 și B după Vorobyeva, 1977, în R. Carroll, 1988). Abrevierile ca în figura 69 plus f – frontal; etp – extratemporal; n - nazal.

La unii dintre crosopterigieni (Rhipidistia), plămânii erau dezvoltați și, corelativ, exista o pereche de deschideri în partea anterioară a regiunii palatine prin care aerul era condus de la narinele externe în faringe, numite nări interne sau *coane*.

Vertebrele, incomplet osificate, sunt constituite din arcuri care înconjoară dorsal și ventral canalul notocordal. Pe maxilare și pe oasele ce formează cerul gurii se dezvoltă dinții, conici, ascuțiți, care se caracterizează prin plisarea complexă a dentinei și a smalțului de la exterior; secțiunea

transversală printr-un dinte se prezintă ca o structură labirintică, de unde şi numele de *dinţi labirintici* (Fig. 72). Această structură dentară se va regăsi la primele tetrapode (amfibienii labirintodonţi).

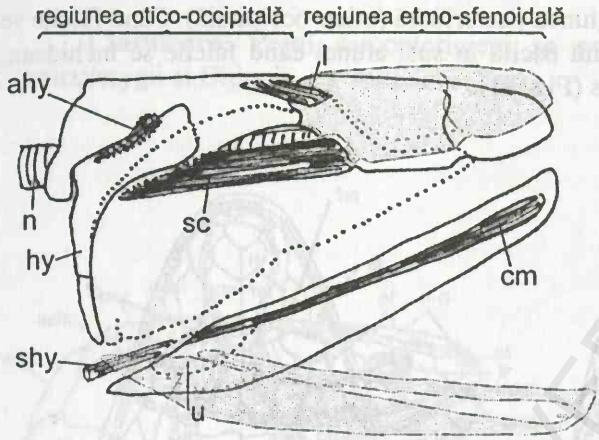


Fig. 71. Cinetismul cranian la Crossopterygii (după R. Carroll, 1988, modificat); ahy – muşchiul *adductor hyomandibularis*; cm – muşchiul *coracomandibularis*; hy – hiomandibular; n – notocord; sc – muşchiul subcefalic; shy – muşchiul *sternohyoideus*; u – urohial.

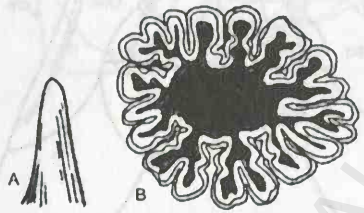


Fig. 72. Dinţii la crossopterigieni: aspect general (A) şi secţiune transversală (B), ilustrând structura labirintică (smalţul şi dentina se plisează la interior, către cavitatea pulpară figurată în negru) (după R. Carroll, 1988).

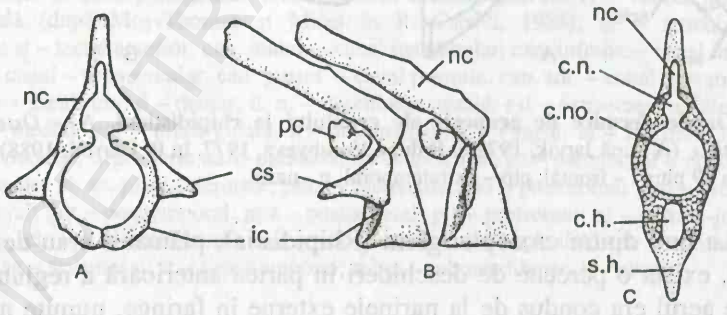


Fig. 73. Crossopterygii. Vertebrele trunchiului în secţiune transversală (A) şi în vedere laterală (B); C – secţiune transversală printr-o vertebră caudală (după Jarvik, din K. V. Kardong, 1998); c. h. – canal hemal; c. n. – canal neural; c.no. – canal notocordal; cs – coastă; ic – intercentrum; nc – neurocentrum; pc – pleurocentrum; s. h. – spin hemal.

Înotătoarele perechi sunt monobazale, pedunculate, cu structura unui *arhipterigiu uniseriat* (dacă axul median este scurt) sau *biseriat* (când axul este lung). La formele cele mai evoluate, din Devonianul superior (Osteolepiformes), înotătoarele perechi sunt formate din oase scurte ce prezintă o dispoziție omoloagă cu cea găsită la primele tetrapode. Astfel, oasele bazale sunt reprezentate printr-un os nepereche corespunzător stilopodului și alte două oase distale, corespunzătoare zeugopodului, iar restul radiilor corespund autopodului. Înotătoarea codală este heterocercă sau dificercă.

Clasificare. Crosopterigienii sunt cuprinși în două supraordine: Rhipidistia și Actinistia.

Supraordinul Rhipidistia

Cuprinde crosopterigieni care au trăit în ape dulci continentale, din Devonianul inferior și până în Permianul inferior. Majoritatea specializărilor rhipidistienilor pot fi atribuite adaptării la viața de prădător în ape puțin adânci.

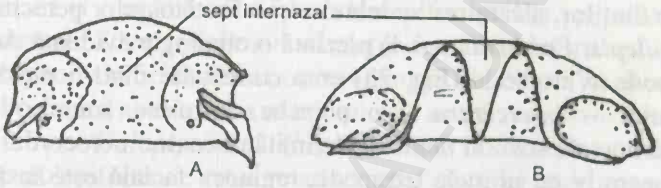


Fig. 74. Secțiune prin regiunea nazală a rhipidistienilor. A – la Osteolepiformes; B – la Porolepiformes (după Jarwik, 1960, din E. Hanganu și colab., 1983).

Craniul rhipidistienilor seamănă, la exterior, în ceea ce privește trăsăturile generale, cu cel al actinopterigienilor timpurii. Dispoziția oaselor dermice este asemănătoare cu cea a primilor amfibieni. Orificiul pineal este prezent. În legătură cu specializarea la modul de hrănire, cutia craniană este osificată în două mari unități (etmoidală și otico-occipitală), articulate una cu cealaltă ventral, printr-un mușchi subcefalic mare. Contracția acestui mușchi, coboară unitatea anterioară și forțează oasele atașate palatului, precum și dinții maxilari, să pătrundă în pradă. Se poate presupune că această divizare a craniului a rezultat prin extinderea dorsală a fisurii ventrale dintre bazioccipital și bazisfenoid, care caracterizează actinopterigienii timpurii, reflectând divizarea embrionară dintre regiunile parachordală și trabeculară ale cutiei craniene. Hiomandibularul nu se articulează direct cu palatopătratul ci prin intermediul unui os simplectic (ca la teleostei). Palatul este și el asemănător cu cel de la

actinopterigieni dar prezintă *coane*. Dinții au structură labirintică. Centura pectorală este asemănătoare ce cea de la actinopterigieni.

Notocordul este bine dezvoltat şi pătrundea în cavitatea cerebrală până în regiunea etmosfenoidală. Spre deosebire de actinopterygienii timpurii, centrele vertebrale erau osificate. Modelul centrului vertebral diferă considerabil de la un gen la altul de rhipidistieni; modelul centrelor de la *Eusthenopteron* şi *Osteolepis* apare, structural, ca fiind asemănător cu cel de la amfibienii labirintodonți primitivi. Codala este heterocercă sau dificercă. Rhipidistienii au fost prădătorii dominanți din apele Paleozoicului superior.

Rhipidistienii cuprind două ordine principale: Osteolepiformes şi Porolepiformes. Aceste două grupe diverg, probabil, dintr-un strămoş comun din Silurianul superior.

Ordinul Osteolepiformes

Osteolepiformele, cu septul internazal lat (Fig. 74-A), apar în Devonianul mediu şi supraviețuiesc până în Permian. Ele prezintă o importanță filogenetică deosebită, fiind grupul de origine a tetrapodelor. Dispoziția oaselor bolții craniene, structura dinților, alcătuirea vertebrelor şi a înotătoarelor perechi de la unele genuri (*Osteolepis, Eusthenopteron*) prezintă o omologie evidentă cu cele ale primelor tetrapode. Vertebrele (Fig. 73) erau constituite dintr-o piesă situată ventral şi anterior – *intercentru* – o pereche de piese laterale – *pleurocentre* – şi o piesă dorsală – *arcul neural* – delimitând central notocordul. La osteolepiforme, comparativ cu primele tetrapode, regiunea facială este însă proporțional mai scurtă decât regiunea postorbitară (Fig. 78).

Osteolepis (Fi. 75-A) (Devonian mediu). Corpul era fusiform, acoperit cu solzi cosmoizi, rombici şi netezi şi codala heterocercă.

Eusthenopteron (Fig 75-B) (Devonian superior). Era un peşte de talie relativ mare (1 m lungime); se deosebeşte prin coada simetrică şi trilobată.

Osteolepiformele cele mai apropiate de condiția tetrapodelor aparțin Familiei Panderichthydae. *Panderichthys* (Fig 75-C) din Devonianul superior prezenta două perechi de apendici perechi cu structură foarte apropiată de cea a tetrapodelor ancestrale (Ichthyostegidae). Corpul, de circa 1 m lungime, avea o înotătoare dorsală lungă, deasupra regiunii codale iar craniul era aplatizat dorso-ventral ca la primele tetrapode. Ochii erau parțial deplasați spre vârful capului. Înotătoarele neperechi medio-dorasle şi medio-ventrale lipsesc. Acești peşti reprezintă un stadiu premergător apariției primelor tetrapode.

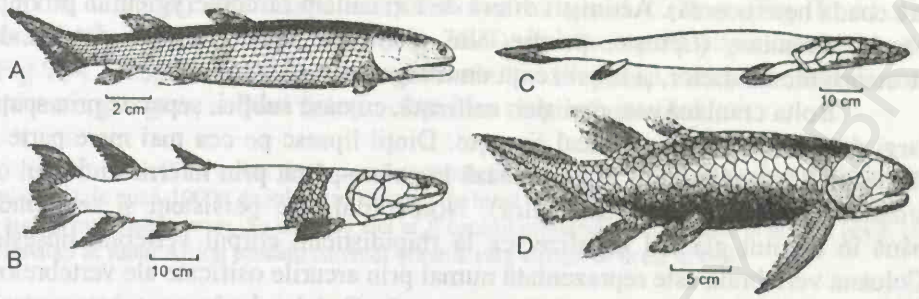


Fig. 75. Rhipidistia. A – *Osteolepis*, Devonian mediu; B – *Eusthenopteron*, Devonian superior; C – *Panderichthys*, Devonian superior; D – *Holoptychius*, Devonian mediu şi superior (A şi D după Traquair şi Woodward, din A. S. Romer, 1959; B şi C modificat după M. Benton, 2000).

Ordinul Porolepiformes

Porolepiformele, cu septul internazal îngust (Fig. 74-B), apar la începutul Devonianului şi dispar la sfârşitul acestei perioade. Corpul este mai scurt şi mai înalt decât la osteolepiforme. Ele prezentau o serie de specializări dentare (dinţi mici) iar scheletul înotătoarelor perechi era similar celui de la dipnoi. Orificiul pineal nu străpungea, de obicei, acoperişul dermic al craniului. Porţiunea anterioară a craniului este scurtă, cu orbite mici.

Holoptychius (Fig 75-D) (Devonian mediu-superior). Era un porolepiform de talie relativ mare, cu solzi mari rotunjiţi. Înotătoarea dorsală este foarte aproape de cea codală, care este heterocercă. Prezintă dinţi conici, labirintici.

Supraordinul Actinistia (Coelacanthini)

Cuprinde sarcopterygieni care se aseamănă cu rhipidistienii în privinţa structurii cutiei craniene şi a cineticii ei specifice. Primele genuri, cunoscute din Devonianul mediu, prezintă deja unele caractere de specializare în ceea ce priveşte proporţiile craniului, reducerea puternică a dentiţiei marginale şi absenţa cosminei. Spre deosebire de osteolepiforme, ei *nu prezintă coane*, ci numai două nări externe. Corpul este, în general, scurt şi acoperit cu solzi mari, cicloizi. Caracterul lor distinctiv este faptul că prima înotătoare dorsală nu este lobată iar înotătoarea codală, dificercă, este trilobată, cu lobul central terminat printr-un evantai de radii (cu excepţia genului *Miguashaia* din Devonianul superior care

B.C.U. „M. EMINESCU" IAŞI

are coada heterocercă). Actiniştii diferă de toţi ceilalţi sarcopterygieni în privinţa oaselor craniene (lipseşte, printre alte elemente, maxilarul), în detalii ale structurii înotătoarelor, şi în prezenţa unui organ rostral.

Bolta cranianã este mai slab osificată, cu oase subţiri, separate prin spaţii largi de cartilaj, orificiul pineal lipseşte. Dinţii lipsesc pe cea mai mare parte a fălcilor. Hiomandibularul se articulează la palato-pătrat prin intermediul unui os simplectic (asemenea teleosteenilor). Notocordul este persistent şi se întinde până în dreptul glandei hipofize, ca la rhipidistieni; corpul vertebral lipseşte. Coloana vertebrală este reprezentată numai prin arcurile osificate ale vertebrelor. Înotătoarele perechi au o axă foarte scurtă. Codala, la început heterocercă, devine, la ultimele genuri, dificercă.

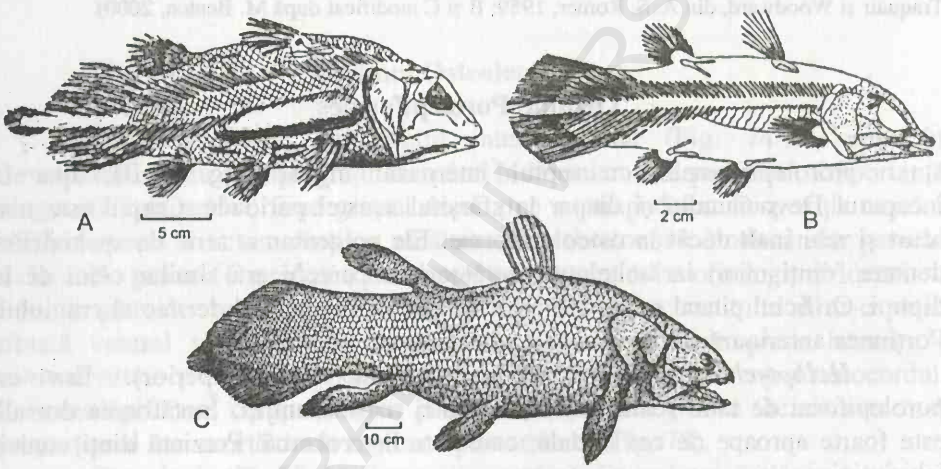


Fig. 76. Actinistia. A – *Undina penicillata*, Jurasic superior; B – *Macropoma mantelli*, Cretacic superior; C – *Latimeria chalumnae*, Actual (A şi B din L. Davitaşvili, 1956; C după Millot, din A. S. Romer, 1966).

Diplurus (Triasic). Are corpul fusiform, acoperit cu solzi eliptici imbricaţi, opercul larg, notocordul persistent, arcurile neurale şi hemale osificate. Înotătoarele pectorale sunt formate din lepidotrichii, dorsala dedublată, codala dificercă.

Celacanţii şi-au făcut apariţia în Devonianul mediu ca forme de apă dulce de unde, în scurt timp (Devonian superior), vor trece în domeniul marin. În Paleozoicul superior şi în Mesozoic, grupul a avut o răspândire mondială.

Nu se cunoaşte nici o fosilă postcretacică de celacanţi. Dar, în anul 1938, a fost descoperit un celacant viu în Oceanul Indian, în apropierea coastelor insulei Madagascar. Denumită *Latimeria chalumnae,* această „fosilă vie", de

1,50 m lungime, este foarte asemănătoare cu genul *Undina* (Fig 76-A) din Jurasic şi cu genul *Macropoma* (Fig 76-B) din Cretacicul superior. *Latimeria* (Fig 76-C) respiră numai cu ajutorul branhiilor. Plămânul, unic, este transformat într-un organ gras, nefiind funcţional pentru respiraţia aeriană.

În anul 1998 a fost descoperită o populaţie de *Latimeria* în Indonezia (nordul insulei Sulawesi), la circa 10000 de kilometri distanţă de locul primelor descoperiri. Analiza ADN-ului a arătat că este o altă specie. Se crede că aici ar fi centrul principal de răspândire al acestui peşte, cei semnalaţi în sudul Africii urmând curentul oceanic care circulă de la est la vest.

Infraclasa Dipnoi

Dipnoii sunt peşti ososi cu dublă respiraţie – branhială şi pulmonară –, puţin numeroşi în fauna actuală, dar care au avut o mare răspândire în timpurile geologice. Plămânii au apărut sub forma unor diverticule în partea anterioară şi ventrală a tubului digestiv, funcţionând ca membrane respiratorii suplimentare. Aceste structuri se dovedeau utile mai ales în apele sărace în oxigen, permiţând peştilor să-şi completeze necesarul de oxigen direct din atmosferă.

Dipnoii se deosebesc de ceilalţi peşti ososi prin fuziunea palato-pătratului cu cutia cranianã, asemenea holocefalilor, craniul fiind *autostilic*. Oasele marginale purtătoare de dinţi – premaxilarul, maxilarul şi dentarul – dispar, falca superioară fiind formată din oasele pterigopalatin şi vomer iar falca inferioară din angular şi splenial. În schimb, se dezvoltă o dentiţie pe oasele palatine, pterigoide şi prevomere (Fig. 77-B şi 78) ce constă în plăci dentare, utilizate la sfărâmat şi acoperite cu o dentină hipermineralizată (pentru a creşte puterea de sfărâmare a hranei). Fuziunea palatopătratului la cutia craniană şi extinderea camerei muşchiului adductor al fălcii inferioare au conferit dipnoilor o muşcătură puternică, necesară la hrănirea cu animale protejate de cochilii sau carapace tari. Aceste modificări sunt asociate cu dezvoltarea plăcilor dentare la dipnoii timpurii.

Bolta craniană este alcătuită din numeroase oase dermice, acoperite cu cosmină (la dipteriforme), sau din mai puţine oase dermice, mari, aşezate profund (la ceratodiforme). Modelul de dispunere a oaselor acoperişului craniului este diferit de cel al rhipidistienilor şi actinopterygienilor. De regulă, oasele botului la dipnoii primitivi sunt răsucite în jos ca un fel de „buză" şi pot purta muchii ascuţite şi tuberculi. Marginea ventrală a acestei „buze" este crestată pentru deschiderile nazale perechi. Dipnoii moderni prezintă o a doua deschidere, din sacul nazal în interiorul cavităţii bucale. Unii autori cred că aceste deschideri sunt omoloage cu nările interne ale rhipidistienilor sau cu nările externe posterioare ale actinopterygienilor. Această controversă a rămas

încă nerezolvată. La *Griphognathus*, un gen din Devonianul superior lipsit de plăci dentare, s-au identificat deschideri la nivelul palatului, asemenea unor nări interne. Deşi aceste deschideri puteau servi drept căi aeriene din interiorul capsulelor nazale, acestea sunt dificil de omologat cu nările interne ale rhipidistienilor şi tetrapodelor deoarece lipsesc oasele premaxilare şi maxilare. Nici un alt gen de dipnoi nu mai posedă asemenea deschideri. Plăcile jugulare sunt numeroase (la dipteriforme) sau lipsesc (la ceratodiforme). Înotătoarele perechi sunt monobazale, de tipul unui *arhipterigiu biseriat*. La nici un gen de dipnoi nu au fost evidenţiate elemente radiale preaxiale mari, ce caracterizează pectoralele osteolepiformelor. Centura pectorală este asemănătoare cu cea de la rhipidistieni, fiind formată din claviculă, un mic interclavicular şi un cleithrum ce poartă un scapulocoracoid osificat.

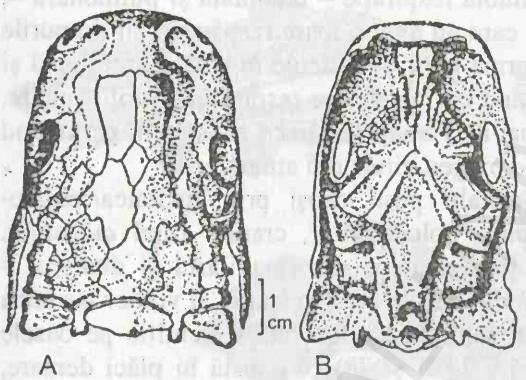


Fig. 77. *Dipterus*, Devonian. Craniul văzut dorsal (A) şi ventral (B, în care se observă dentiţia palatină) (din L. Davitaşvili, 1956).

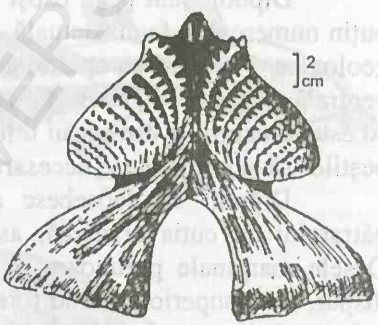


Fig. 78. *Ctenodus tuberculatus*, Carbonifer-Permian inferior). Plăcile dentare ale fălcii inferioare (din L. Davitaşvili, 1956).

Între formele actuale, specializate, şi cele fosile sunt o serie de deosebiri. Tipurile paleozoice se caracterizează prin: schelet cartilaginos, cutia craniană alcătuită din numeroase oase, vertebre cu centrum osificat sau calcifiat (cu canalul notocordal foarte redus), corpul acoperit cu solzi groşi cosmoizi, codala heterocercă, orificiul pineal prezent, fălcile prevăzute cu plăci dentare.

Dipnoii postdevonieni au forma corpului şi a cozii mai simetrice. Genurile actuale au corpul acoperit cu solzi subţiri, cicloizi, notocord persistent, cutia craniană cartilaginoasă, centrele vertebrale lipsesc (după ce au trecut printr-un stadiu cartilaginos), numărul oaselor craniene este redus şi fără stratul de cosmină. Modelul de bază al structurii craniene a dipnoilor actuali a rămas aproape nealterat din Devonianul superior. Scheletul înotătoarelor perechi este simplificat. Lepidotrichiile osoase ale înotătoarelor de la speciile primitive au

fost înlocuite cu camptotrichii cornoase (echivalentul ceratotrichiilor de la rechini). Codala a devenit secundar simetrică (gefirocercă) (Fig. 79); la unele forme actuale a persistat numai axul central al înotătoarei.

Primii reprezentanți ai dipnoilor sunt cunoscuți din sedimente marine ale Devonianului inferior. Din a doua parte a Devonianului, dipnoii cunosc o perioadă de intensă dezvoltare, timp în care ei se adaptează la apele dulci continentale. După Carbonifer, dipnoii cunosc un declin puternic, rămânând numai două familii: Ceratodidae și Lepidosirenidae.

Dipterus (Fig 77 și 79-A) (Devonian mediu, Europa), Familia Dipteridae. Era o formă de apă dulce, cu un aparat dentar format dintr-o pereche de plăci mari, situate în mijlocul palatului și prevăzute cu creste acoperite de dentină. Prezenta două dorsale și codala heterocercă.

În Triasic, dipnoii au cunoscut o nouă perioadă de avânt evolutiv, perioadă după care resturile lor fosile devin tot mai rare.

Ceratodus (Triasic inferior-Cretacic superior), Familia Ceratodidae. Are corpul alungit, codala simetrică, fiind asemănător genului actual *Neoceratodus*. A avut o mare răspândire geografică. Genul actual *Neoceratodus* (Fig 79-C) este cunoscut începând cu Cretacicul superior al Australiei; în prezent, trăiește în câteva râuri din partea de est a acestui continent.

În Mesozoic și Neozoic aria de răspândire a dipnoilor se micșorează, astăzi supraviețuind numai trei genuri în apele dulci ale continentelor gondwaniene: *Neoceradodus* (Familia Ceratodidae) (Fig. 79-C) în Australia, *Protopterus* (Fig 79-D) în Africa, și *Lepidosiren* (Fig 79-E) în America de Sud (ultimele două genuri aparțin familiei Lepidosirenidae). Dipnoii africani actuali sunt adaptați la secetă, putând rezista îngropați în mâl până la șase luni, fenomen numit *estivație*. Indicii ale estivației se cunosc încă de la dipnoii din Devonian și Triasic (s-au fosilizat găurile din nămol).

Filogenie. Filogenetic, dipnoii sunt legați de rhipidistieni (porolepiforme). Primul dipnoi cunoscut – *Diabolichthyes* – din Devonianul inferior (China), spre deosebire de toate genurile târzii, prezintă un mozaic de caractere considerate tipice pentru dipnoi și rhipidistienii primitivi. Modelul acoperișului cranian este comparabil cu cel de la dipnoii târzii, dar suprafața ventrală a craniului prezintă articulația bazicraniană, încă mobilă, iar palatopătratul nu era sudat la cutia craniană. Premaxilarul, prezent, separă deschiderea nazală anterioară de cavitatea bucală. Vomerul ocupă o poziție comparabilă cu cea de la rhipidistienii primitivi iar dentarul, spre deosebire de toți ceilalți dipnoi mai târzii, prezintă dinți pe margine. Porțiunea anterioară a palatului la *Diabolichthyes* este foarte asemănătoare, ca organizare, cu cea a rhipidistienilor porolepiformi foarte primitivi (*Youngolepis*). Pe de altă parte,

Diabolichthyes se apropie evident de dipnoii târzii, prin dezvoltarea dentiției palatine și modelul dispunerii oaselor dermice din acoperișul craniului. Acest gen provine dintr-un facies de trecere între cel marin și continental. Toți dipnoii, în afară de genul precedent, se caracterizează prin osificarea cutiei craniene, ca o singură unitate, la care palatopătratul a fuzionat, premaxilarele au dispărut iar parasfenoidului s-a redus mult în partea anterioară.

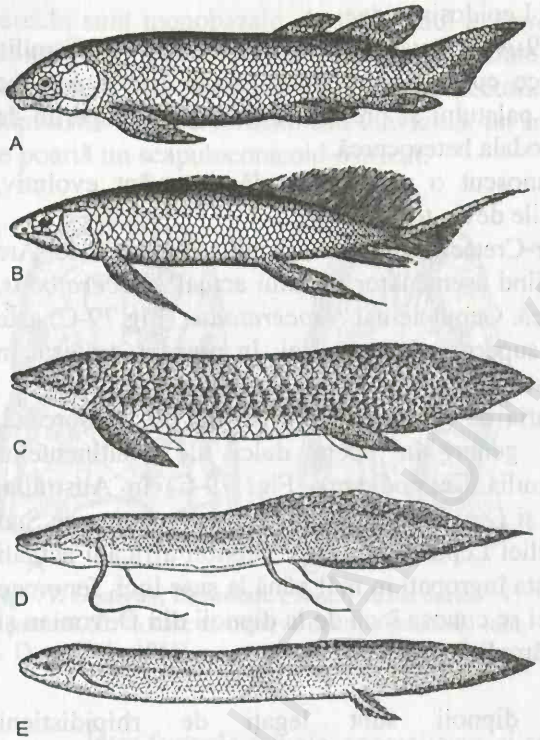


Fig. 79. Dipnoi. Evoluția proporțiilor corpului și a structurii înotătoarelor (A-E). A – *Dipterus*, Devonian mediu; B – *Scaumenacia*, Devonian superior; C – *Neoceratodus*, Actual (Australia); D – *Protopterus*, Actual (Africa); E – *Lepidosiren*, Actual (America de Sud) (din A. S. Romer, 1966).

Filogenia sarcopterygienilor. Relațiile filogenetice dintre grupele de sarcopterygieni (Fig. 80) sunt greu de stabilit datorită specializărilor ulterioare ale scheletului. Asemănările privind anatomia scheletului postcranian și prezența cosminei sugerează că crossopterygienii și dipnoii au avut un strămoș comun, separat de cel al actinopterygienilor. În schimb, modelul oaselor dermice ale craniului, structura cutiei craniene și configurația musculaturii fălcilor sunt mult diferite la aceste două grupe de sarcopterygieni. Un strămoș comun al acestor două grupe de pești nu se cunoaște încă. Diferite cladograme, care încearcă să sugereze gradul de înrudire dintre grupele de sarcopterygieni, plasează dipnoii între celacanți și rhipidistieni, pe criteriul prezenței nărilor interne, acestea fiind

prezente la rhipidistieni şi, probabil, la dipnoi, lipsind la celacanţi. În cazul în care dipnoii sunt mai apropiaţi de rhipidistieni unitatea taxonului *Crossopterygii* dispare. Dar problema coanelor la dipnoi nu este rezolvată din cauza modificărilor puternice ale regiunii dermatocraniului facial al acestor peşti. În consecinţă, relaţiile stabilite de cladograme rămân ipotetice. În prezenta lucrare, păstrăm unitatea grupului crossopterygienilor, descoperirile viitoare rămânând să stabilească dacă grupul numit *Choanates* (Dipnoi plus Rhipidistia) este natural.

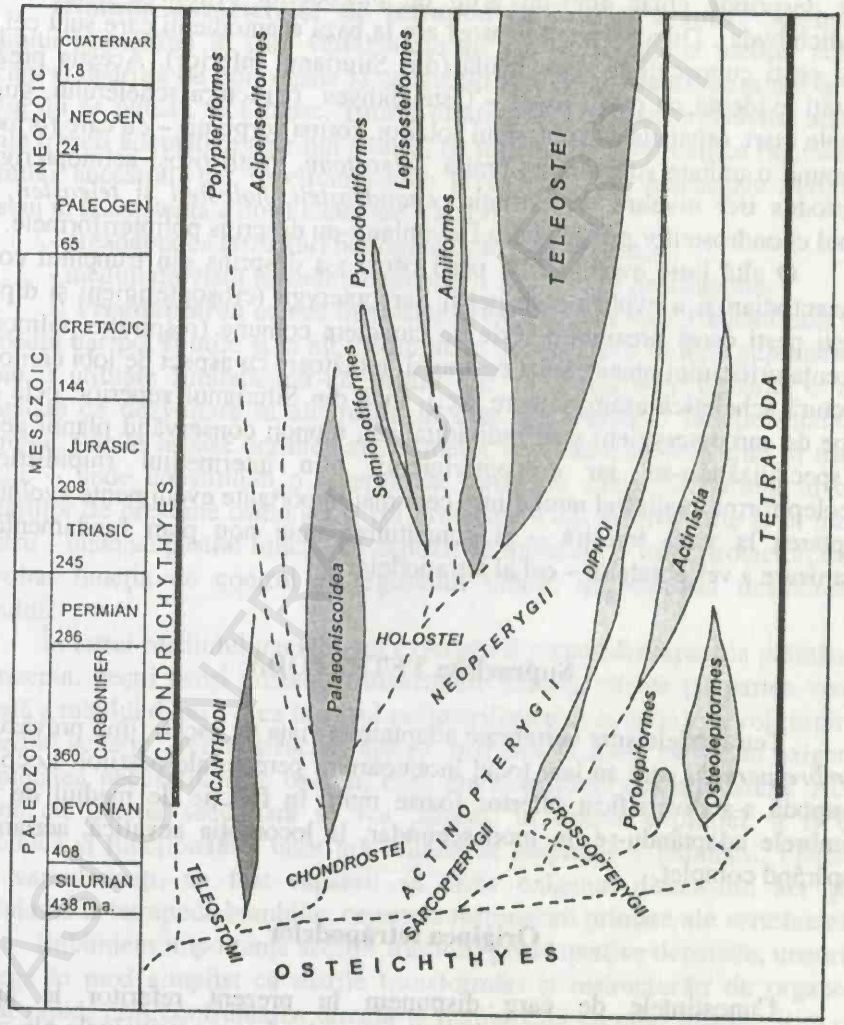


Fig. 80. Filogenia teleostomilor (bazat pe R. Carroll, 1988).

Filogenia peştilor (Fig. 46 şi 80). Primele gnatostomate, reprezentate de peşti, au apărut în Silurianul inferior din agnate primitive de tipul osteostracilor (cu starea diplorhină încă prezentă). Din stocul primar al acestor vertebrate se desprinde grupul placodermilor şi, prin intermediul unui strămoş comun, linia peştilor cartilaginoşi şi cea a peştilor osoşi. Între holocefali, dintre peştii cartilaginoşi, şi placodermi sunt unele afinităţi (poziţia ventrală a gurii, aspectul general al corpului), motiv pentru care unii autori consideră că holocefalii s-ar fi putut desprinde chiar dintr-un grup de placodermi primitivi, nespecializaţi (Petalichthyda). Direcţia peştilor osoşi are la bază acantodienii care sunt cei mai vechi peşti cunoscuţi în stare fosilă (din Silurianul inferior). Aceştia prezintă afinităţi evidente cu peştii osoşi – Osteichthyes (structura scheletului, gura şi orbitele mari, organele de simţ, tipul solzilor, forma corpului) – cu care formează împreună o unitate superioară numită *Teleostomi*. Peştii osoşi actinopterigyeni au produs trei niveluri de evoluţie: *chondrosteii*, *holosteii* şi *teleosteii*. Din grupul chondrosteilor primitivi din Devonian s-au desprins polipteriformele.

O altă linie evolutivă de peşti osoşi s-a desprins din trunchiul comun preacantodian şi a evoluat spre peştii Sarcopterygii (crosopterigieni şi dipnoi). Aceşti peşti osoşi prezintă o serie de caractere comune (respiraţie pulmonară, prezenţa orificiului pineal, solzi cosmoizi, înotătoare cu aspect de lobi cărnoşi cu structură scheletică asemănătoare etc.). Încă din Silurianul superior, cele două grupe de sarcopterygieni s-au individualizat, dipnoii conservând planul general şi specializându-se, iar crosopterigienii, prin intermediul rhipidistienilor osteolepiformi, realizând unul dintre cele mai importante evenimente evolutive – adaptarea la viaţa terestră – şi constituirea unui nou plan fundamental de organizare a vertebratelor – cel al tetrapodelor.

Supraclasa TETRAPODA

Tetrapodele sunt vertebrate adaptate la viaţa pe uscat, fiind prevăzute cu *membre perechi* care au luat locul înotătoarelor perechi ale peştilor. Locomoţia tetrapodă s-a diversificat ulterior foarte mult, în funcţie de mediul de viaţă, membrele adaptându-se, în mod secundar, la locomoţia acvatică, aeriană sau dispărând complet.

Originea tetrapodelor

Cunoştinţele de care dispunem în prezent referitor la apariţia vertebratelor terestre ne permit delimitarea a două etape principale ale acestui proces evolutiv. Prima etapă corespunde cu apariţia caracterelor de tetrapod în

mediul acvatic. Această etapă, privită din perspectiva evoluției peștilor, reprezenta o specializare a peștilor la anumite condiții de supraviețuire oferite de mediul acvatic continental. Incursiunile pe solul umed erau sporadice și neobligatorii. A doua etapă constă în trecerea efectivă pe uscat și conturarea structurii de tetrapod amfibian. Acum, pentru supraviețuire, era obligatorie desfășurarea unor funcții vitale (locomoția, hrănirea, respirația) și în mediul terestru, alături de cel acvatic.

Evoluția caracterelor de tetrapod în mediul acvatic. Schimbarea mediului primordial în care vertebratele au apărut, și anume mediul acvatic, precum și apariția de noi organe și capacități funcționale indispensabile în noul mediu nu se puteau face brusc. Istoria diferitelor grupe de organisme arată că marile treceri adaptative spre noi planuri de organizare s-au realizat în condițiile mediului ancestral, dar în circumstanțe favorabile. Circumstanțele favorabile constau în coexistența a două elemente (factori):

- preadaptarea (structuri biologice utile preexistente);
- mediul de viață favorabil dezvoltării structurilor preadaptate.

I. Preadaptarea constă în existența unor organe care fie sunt utile într-un mediu dar pot fi utile și în alt mediu unde dobândesc o funcție suplimentară, fie au o utilitate limitată într-un mediu dar se dovedesc a dobândi o mare capacitate de dezvoltare în alt mediu în care pot realiza o funcție vitală. De exemplu, plăcile osoase dermice ale primelor vertebrate au fost utile în mediul acvatic – unde constituiau o rezervă de săruri de calciu, o barieră în calea oscilațiilor de presiune osmotică și rol protector – dar au fost utile și în mediul terestru – unde au păstrat funcția de depozit de minerale și rolul protector, dar au dezvoltat funcția de control al regimului hidric, împiedicând deshidratarea corpului.

În cazul mediului terestru, un exemplu îl poate oferi apariția plămânilor. La început, peștii ososi prezentau diverticule simple, situate pe partea ventro-laterală a tubului digestiv (ca în cazul polipteriformelor actuale), cu rol respirator în mediul acvatic. Aceste structuri ajutau, mai ales în apele sărace în oxigen, la completarea necesarului de oxigen, care era luat direct din atmosferă. Aceste organe cu funcție secundară se vor dovedi, în timpul evoluției, a fi baza anatomică și funcțională a unor noi organe de respirație – plămânii. Plămânii, bine vascularizați, au fost capabili să preia oxigenul direct din aer și să înlocuiască la tetrapode branhiile, organele respiratorii primare ale vertebratelor.

Subliniem importanța acestor trăsături preadaptative deoarece, uneori, se înțelege în mod simplist că marile transformări și restructurări de organe au apărut rapid, prin confruntarea directă și nemijlocită cu noul mediu. Știm că o asemenea confruntare nu poate duce decât la o extincție rapidă. Grupul de pești

care prezintă organe preadaptate, capabile să se adapteze la cerinţele vieţii de uscat este cel al crosopterigienilor osteolepiformi (*Panderichthys*, *Osteolepis*, *Eusthenopteron*). Ei prezentau caracterele esenţiale ale strămoşilor tetrapodelor:

- prezenţa coanelor (şi presupunem, prin comparaţie cu sarcopterigienii actuali, că aveau plămâni);
- schelet axial rezistent, constituit din arcuri vertebrale osificate, asigurând o bună susţinere a musculaturii corpului şi o bază solidă pentru prinderea centurilor;
- un schelet al înotătoarelor perechi cu musculatură dezvoltată capabilă de propulsia corpului pe fundul apei şi apoi susţinerea lui în afara apei; acest schelet este omologabil structural cu scheletul membrelor unui tetrapod (Fig. 82);
- dispoziţia oaselor bolţii craniene a crosopterigienilor, omoloagă cu cea a primelor tetrapode (Fig. 81).
- prezenţa solzilor dermici şi a oaselor dermice care protejau corpul împotriva pierderii apei pe uscat;
- aparatele vizual şi olfactiv, relativ uşor adaptabile la funcţionarea pe uscat.

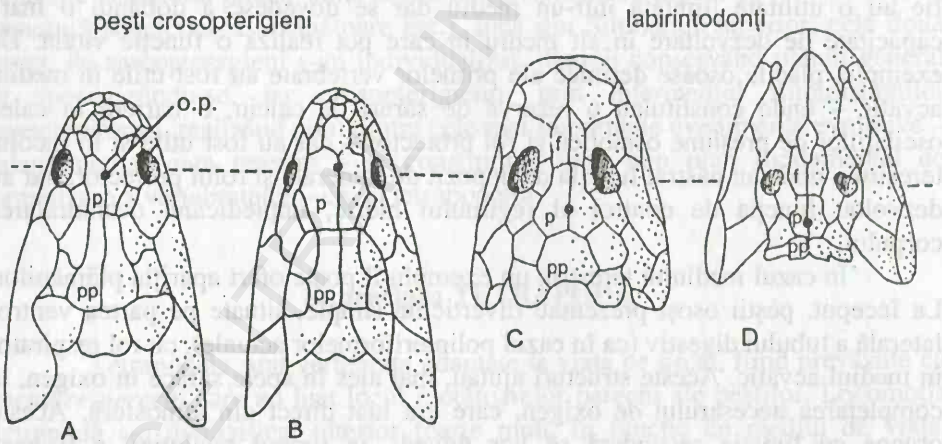


Fig. 81. Proporţiile craniului la peştii crosopterigieni (A, B) şi la tetrapode (C, D). La tetrapode se scurtează regiunea postorbitală a craniului şi se alungeşte cea preorbitală. A – *Osteolepis* (Devonian mediu); B – *Eusthenopteron* (Devonian superior); C – *Ichthyostega* (Devonian superior); D – *Eryops* (Permian inferior) (după H. Pough şi colab., 1996, modificat); f – frontal; o. p. – orificiu pineal; p – parietal; pp – postparietal.

Tetrapodele au apărut în circumstanţele mediului acvatic. Plămânii şi membrele tetrapodelor nu au apărut pe uscat, chiar dacă asociem cu fermitate

aceste organe cu viaţa terestră. Plămânii apăruseră la peşti cu circa 60 de milioane de ani înainte de apariţia amfibienilor, în Devonianul superior. Recente descoperiri paleontologice demonstrează că şi membrele necesare locomoţiei pe uscat au apărut, de asemenea, în mediul acvatic. De aici, rezultă că primele tetrapode au trăit în apă. Descoperirea genului *Acanthostega*, în strate ale Devonianului superior din Groenlanda, a permis formarea unei prime imagini asupra verigii de legătură între peştii crosopterigieni şi tetrapodele bine individualizate (de uscat). Membrele de la *Acanthostega* aveau mai mult aspect de înotătoare şi posedau câte opt degete (Fig. 83). Prezenţa unui radius mai lung şi mai subţire decât cubitusul este o situaţie inversă comparativ cu cea întâlnită la toate celelalte tetrapode. Pe de altă parte, această dispoziţie este asemănătoare cu cea de la *Eusthenopteron* şi de la alţi crosopterigieni. Această observaţie este importantă, deoarece, datorită acestei diferenţe de lungime a oaselor antebraţului, articulaţia labei nu era funcţională, aceasta neputându-se plia, iar membrul nu ar fi putut servi la susţinere. Mai mult, acelaşi tip de articulaţie exista la nivelul umărului şi cotului, permiţând mişcarea braţului de jos în sus, fiind limitate considerabil mişcările de torsiune şi flexie. Un asemenea membru semăna şi funcţiona mai mult ca o paletă înotătoare, incapabilă să susţină corpul pe sol, ca un picior adevărat. Proporţiile relative ale radiusului şi cubitusului sunt moştenite direct de la crosopterigieni; ele nu sunt rezultatul unei adaptări secundare la înot a unui membru construit iniţial pentru viaţa terestră, ci reprezintă o structură primitivă (Fig. 82).

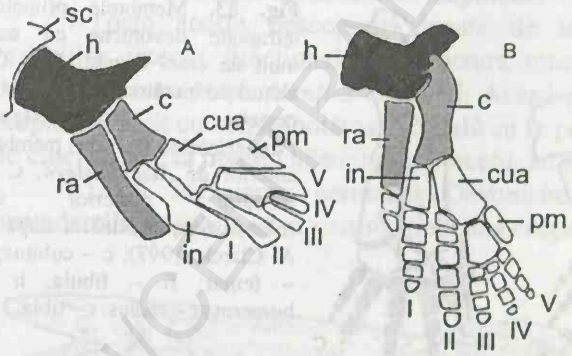


Fig. 82. Omologia elementelor scheletice ale înotătoarelor pectorale de la crosopterigieni (A – *Eusthenopteron*) cu elementele scheletice ale membrelor anterioare de la stegogefali (B) (bazat pe Jarwik, din J. Piveteau, 1966); c – cubitus; cua – cubital; h – humerus; in – intermediar; pm – postminimal; ra – radial; sc – centura scapulară; I – V – degete.

La *Ichthyostega* se cunoaşte, până în prezent, numai structura membrului posterior, care prezintă şapte degete. Cercetarea unui nou exemplar, descoperit în 1987 în Groenlanda (primul fusese descoperit în anul 1931 tot în Groenlanda), relevă că la *Ichthyostega*, ca şi la *Acanthostega*, membrul are mai mult de cinci degete (şase sau şapte) şi prezintă arhitectura unei palete înotătoare, articulaţiile

gleznei şi genunchiului fiind puţin funcţionale. În anul 1980 a fost descoperit un tetrapod arhaic din Devonian, *Tulerpeton,* care avea şase degete. Concluzia care se impune este că toate tetrapodele cunoscute din Devonian aveau mai mult de cinci degete (Fig. 83). Numărul degetelor variază de la un gen la altul. Se pare că, la începutul evoluţiei tetrapodelor, numărul degetelor a fost variabil, nefiind fixat în codul genetic sau în programul de dezvoltare. Acest concept al instabilităţii iniţiale a dezvoltării unei noi structuri în perioada apariţiei ei, a fost verificată şi la alte organisme. Istoria dezvoltării membrelor, aşa cum ne apare ea prin intermediul fosilelor devoniene, corespunde bine cu ideile recente susţinute de genetică şi de biologia dezvoltării asupra acestui subiect.

Dacă structura membrelor de *Acanthostega* (Fig. 83-B, Fig. 84) este primitivă, înseamnă că primele tetrapode erau dotate cu un fel de înotătoare care nu erau construite pentru a susţine corpul în afara apei. Se pare că degetele au apărut *înainte* de realizarea unor articulaţii specializate, ce le fac funcţionale, precum cele ale labelor. Degetele au servit la început la agăţarea de substrat sau la înaintarea prin vegetaţia acvatică densă din apele puţin adânci. O serie de peşti moderni ce prezintă înotătoare digitate îndeplinesc aceste funcţii. După toate probabilităţile, membrele nu au apărut iniţial pentru deplasarea pe uscat. Mult mai târziu, după ce au dobândit structura pentadactilă şi s-au dezvoltat articulaţiile dintre stilopod şi zeugopod şi cele de la încheietura labelor, membrele au câştigat capacitatea de a susţine corpul împotriva forţei gravitaţionale exercitate în mediul terestru.

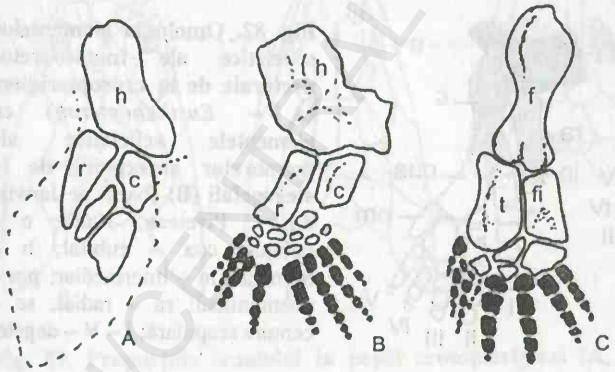


Fig. 83. Membrele primelor tetrapode devoniene cu mai mult de cinci degete (B şi C) alături de înotătoarea pectorală a peştelui crossopterigian *Panderichthys* (A): B – membru anterior de *Acanthostega*; C – membru posterior de *Ichthyostega* (modificat după J. A. Clarck, 1997); c – cubitus; f – femur; fi – fibula; h – humerus; r – radius; t – tibia.

O a doua descoperire care vine în sprijinul ideii că *Acanthostega* ducea o viaţă acvatică este scheletul său branhial care era foarte asemănător cu cel de la peşti. Elementele acestui schelet sunt bine osificate şi crestate de şanţuri profunde. Aceste şanţuri, prezente pe arcurile branhiale ale peştilor, sunt ocupate de arterele aferent branhiale, prin care circulă sângele care trebuie oxigenat.

Totodată, se observă pe marginea anterioară, lungă, a centurii scapulare o umflătură în formă de sul a lamei postbranhiale. Această umflătură formează peretele posterior al camerei operculare – spațiul în care sunt adăpostite branhiile. Prezentă la pești, această formațiune nu a fost niciodată observată la tetrapode. Ea canalizează apa după ce a trecut peste branhii și asigură menținerea deschisă a camerei operculare. *Acanthostega* nu avea un opercul osos dar era, probabil, prevăzută cu un opercul tegumentar. Toate aceste descoperiri sugerează că primele tetrapode aveau încă *branhii interne funcționale*. Trebuie precizat faptul că branhiile nu au doar rolul de a capta oxigenul, ci și rolul de a elimina dioxidul de carbon și cataboliții azotați. Plămânii amfibienilor moderni contribuie doar într-o mică măsură la eliminarea dioxidului de carbon – proces mult mai complex decât preluarea oxigenului. E posibil ca branhiile primelor tetrapode să fi fost necesare pentru eliminarea dioxidului de carbon și a produselor azotate, înainte ca plămânii să se adapteze complet la această funcție.

A treia descoperire importantă făcută la *Acanthostega* este cea cu privire la urechea medie. Se constată că stapesul (columela) care provine din hiomandibular este scurt și masiv, în formă de evantai, și vine în contact cu ramura verticală a palatopătratului. La amfibieni, la care apare pentru prima dată urechea medie, stapesul este subțire și suplu, el făcând legătura între membrana timpanică și fereastra ovală a urechii interne, fiind capabil să vibreze în cavitatea urechii medii. Stapesul de la *Acanthostega* nu are aceste conexiuni și proprietăți, ceea ce conduce la concluzia că el nu avea rol în auz (și nu exista timpan), ci se pare că intervenea într-un mecanism respirator.

Toate aceste descoperiri legate de structura membrelor, prezența branhiilor interne funcționale și structura urechii, sugerează că *tetrapodele primare duceau viață esențial acvatică*. Acești „pești cu picioare", care aveau corpul acoperit cu solzi, înotătoare codală ca la pești, branhii interne și mai mult de cinci degete la nivelul apendicilor perechi, au fost strămoșii tetrapodelor.

După încheierea perioadei Devoniene, în scurt timp, tetrapodele pentadactile, capabile să-și susțină greutatea corpului, au colonizat uscatul.

Fig. 84. ***Acanthostega gunnari*** (modificat după reconstituirea lui R. Hammond, din J. A. Clarck, 1997).

Adaptarea la mediul terestru. Viața pe uscat a presupus transformări esențiale morfologice, anatomice și fiziologice pentru realizarea următoarelor funcții importante: 1. Susținerea corpului; 2. Locomoția; 3. Hrănirea; 4. Respirația; 5. Echilibrul hidric; 6. Funcțiile senzoriale; 7. Reproducerea.

1. ***Susținerea corpului.*** Primele tetrapode trebuia să-și susțină corpul pe uscat pentru a preveni apăsarea acestuia asupra organelor interne (plămâni, intestin) și pentru a menține capul ridicat deasupra solului. Pentru aceasta s-au dezvoltat coloana vertebrală, coastele și musculatura. Vertebrele formează zigapofize, permițând legarea arcurilor neurale unul de altul și mișcarea separată a fiecărei vertebre. În acest fel, coloana câștigă și rezistență și mobilitate. Coastele se dezvoltă mult față de cele de la crosopterigieni, formând un perete solid care susține și protejează plămânii și alte viscere și ajută coloana vertebrală în susținerea trunchiului. Susținerea capului deasupra solului era necesară pentru hrănire, respirație și locomoție. Capul s-a detașat de centura scapulară (dispare *operculum*), pe măsură ce aceasta a început să preia greutatea părții anterioare a corpului, creându-se premisa dezvoltării gâtului. Aceste procese au permis o mai bună orientare în noul mediu. Centura pelviană, implântată în peretele corpului la pești, la tetrapode devine ferm atașată la coloană.

2. ***Locomoția.*** Deosebirile cele mai izbitoare între rhipidistieni și primii amfibieni sunt cele legate de scheletul apendicular. La rhipidistieni, ca și la majoritatea peștilor, înotul se realiza în mod primar prin ondularea laterală a trunchiului iar mușchii locomotori cei mai importanți erau situați la nivelul corpului, nu la înotătoare. Înotătoarele perechi de la rhipidistieni puteau ajuta la împingerea corpului deasupra fundului apei. Humerusul și femurul acestora era strâns ținut lângă corp, fiind limitate mișcările laterale sau de rotație. Articulația ulnei și a radiusului cu humerusul asigura cea mai mare mobilitate înotătoarei. Elementele distale ale înotătoarei erau articulate puțin mobil cu oasele zeugopodului. Dacă la rhipidistieni, zeugopodul are o orientare posterolaterală, în lungul stilopodului, la tetrapode, zeugopodul se va plia anteroventral, permițând atât susținerea corpului cât și deplasarea.

3. ***Hrănirea.*** Regiunea anteorbitară a craniului se alungește la tetrapode comparativ cu peștii crosopterigieni, trăsătură ce caracterizează animalele răpitoare. Faptul că primele tetrapode au fost animale prădătoare este dovedit de deschiderea mare a gurii și de dinții ascuțiți și numeroși, așezați pe maxilare dar și pe oasele palatine. Cinetismul cranian al rhipidistienilor s-a pierdut la amfibieni, o dată cu alungirea botului. Falca inferioară se articulează prin oasele articular (din componența fălcii) și pătrat (din constituția cutiei craniene). Primii amfibieni se hrăneau, probabil, în apă la malul bazinului acvatic.

4. ***Respirația.*** La rhipidistieni erau funcționali atât plămânii cât și branhiile. Nările interne ajutau ca respirația să se facă fără deschiderea gurii.

Atât rhipidistienii cât şi primele tetrapode trăgeau aerul în cavitatea bucală prin apăsarea în jos a aparatului hioidian pentru a extinde cavitatea bucală. Apoi, ridicarea planşeului gurii, când gura şi nările erau închise, permitea împingerea aerului în plămâni (respiraţie bucală). Expulzarea aerului din plămâni se putea face prin contracţia ţesutului elastic din peretele lor, până în momentul în care coastele vor avea un rol esenţial în acest proces (respiraţie costală la amniote).

5. *Echilibrul hidric.* Pe uscat, primele tetrapode puteau pierde apa prin gură, plămâni, branhii şi toată suprafaţa corpului. Învelişul de solzi groşi de la tetrapodele primitive încetinea pierderea apei la nivelul suprafeţei corpului. Dacă respiraţia cutanată era importantă la amfibienii paleozoici, atunci pierderea apei din corp constituia o problemă ca şi la amfibienii moderni.

6. *Funcţiile senzoriale.* Diferenţele fizice şi chimice dintre apă şi aer impuneau reorganizareaa a numeroase structuri senzoriale ale rhipidistienilor. Canalele liniei laterale de la peşti nu mai erau funcţionale pe uscat din cauza diferenţei imense de densitate dintre aer şi apă. Canalele liniei laterale, atât la rhipidistieni cât şi la ichthyostegide, sunt mărginite de oasele craniului şi sunt bine dezvoltate la numeroşi amfibieni paleozoici care, secundar, duceau viaţă dominant acvatică. Diferenţa dintre indicele de refracţie al aerului şi al apei a impus schimbarea distanţei focale efective a lentilelor sistemului dioptric al ochiului, dar fără a necesita o schimbare fundamentală a altor structuri asociate cu vederea. Epiteliul olfactiv, în legătură cu ductul nasolacrimal prezent şi la crosopterigieni, s-a acomodat la percepţia substanţelor odorante din aer.

La peşti, dimensiunile canalelor semicirculare sunt proporţionale cu mărimea corpului, dar la tetrapode acestea sunt asociate numai cu capul deoarece canalele au o mică importanţă în măsurarea orientării restului corpului.

Vibraţiile aerului sunt percepute la peştii osoşi moderni cu ajutorul unor structuri specializate (aparatul lui Weber). La rhipidistieni, operculum era probabil folosit ca un timpan rezonator. La tetrapodele primitive acvatice, precum *Acanthostega*, stapesul era gros şi ataşat cutiei craniene. El nu putea servi la transmiterea, în mod special, a vibraţiilor. Nişa situată deasupra scvamosalului, pe care o prezintă *Ichthyostega* şi alţi labirintodonţi primitivi, probabil că reprezintă locul ocupat de operculum la rhipidistieni. Această nişă (viitoarea ureche medie) va constitui locul de fixare a membranei timpanice de la care stapesul va transmite vibraţiile sonore la fereastra ovală a urechii interne. O membrană timpanică şi un stapes suplu se pare că au evoluat independent la mai multe linii de primitive tetrapode. Primii amfibieni percepeau, în special, sunetele de joasă frecvenţă.

7. *Reproducerea.* Primii amfibieni probabil că au păstrat un mod de reproducere asemănător cu cel al peştilor actinopterigieni, care prezintă fertilizare externă şi depun un număr mare de ouă mici în apă. Asemenea

dipnoilor şi actinopterigienilor primitivi actuali, rhipidistienii ar fi putut avea branhii externe în primele stadii de dezvoltare. Primele tetrapode, probabil, ieşeau pe uscat numai după ce morfologia de bază a adultului era realizată. Nu există nici o bază de a crede că amfibienii paleozoici aveau o metamorfoză pronunţată, precum cea care caracterizează broaştele actuale.

Primele tetrapode – amfibienii – nu au rezolvat toate problemele de adaptare ridicate de viaţa pe uscat. Respiraţia şi reproducerea lor sunt încă legate de mediul acvatic.

Din cele expuse până aici rezultă că strămoşii tetrapodelor erau bine adaptaţi la viaţa acvatică din apropierea malului sau din apele puţin adânci, invadate de vegetaţie. Rămâne de răspuns la întrebarea de ce aceste tetrapode au părăsit totuşi mediul acvatic. Un răspuns exact nu se cunoaşte. Putem însă presupune că aceşti prădători pulmonaţi, cu o structură scheletică destul de rezistentă, se puteau deplasa de la o baltă la alta, rămânând tot mai mult pe uscat. Aici puteau găsi noi surse de hrană (artropode) sau se puteau refugia din calea prădătorilor acvatici mai mari. Pe de altă parte, concurenţa intrapopulaţională în zona de coastă a permis selecţia tipurilor mai rezistente în afara apei.

II. Mediul de viaţă favorabil. Perioada Devoniană a asigurat condiţiile de mediu ale trecerii vertebratelor pe uscat. În aceste timpuri suprafeţele de uscat s-au extins, clima a devenit mai uscată iar vegetaţia terestră a cunoscut o mare dezvoltare, oferind noi posibilităţi de hrană şi trai primelor tetrapode.

Clasificarea tetrapodelor. Tetrapodele cuprind două mari unităţi evolutive: Amphibia şi Amniota. Amfibienii reprezintă o clasă de tetrapode terestre primitive, cu respiraţie pulmonară alături de cea cutanată, care depun ouă, în apă sau în locuri umede; embrionul este lipsit de anexe embrionare iar dezvoltarea postembrionară se face cu metamorfoză (perioadă în care funcţionează respiraţia branhială). Spre deosebire de peşti, humerusul se dezvoltă şi se adaptează la locomoţia terestră iar tibia prezintă suprafeţe de articulare pentru tarsiene (intermedium şi tibiale).

Amniotele reprezintă tetrapodele complet adaptate la viaţa de uscat, cu respiraţie exclusiv pulmonară care depun, întotdeauna pe uscat, ouă protejate de o coajă calcaroasă sau pergamentoasă, sau nasc pui vii. Embrionul este protejat de membrane extraembrionare iar dezvoltarea postembrionară se face fără metamorfoză. Locomoţia terestră se dezvoltă şi se diversifică puternic. Amniotele cuprind trei clase: Reptilia, Aves şi Mammalia.

Clasa AMPHIBIA

Amfibienii reprezintă primul stadiu major al evoluției vertebratelor în condițiile mediului terestru. Sunt organisme poikiloterme – la care temperatura corpului oscilează în funcție de cea a mediului – și care au rămas dependente pe parcursul vieții de mediul acvatic. Amfibienii prezintă respirație cutanată (alături de cea pulmonară), ceea ce necesită menținerea tegumentului în stare umedă. De asemenea, depunerea ouălor și dezvoltarea larvară se desfășoară în apă. Adulții trăiesc în preajma apelor sau în locuri cu umiditate ridicată.

Amfibienii actuali se deosebesc radical de tipurile fosile paleozoice. Reprezentanții formelor actuale se caracterizează prin oase craniene subțiri și puține, tegument nud și umezit în permanență prin secreții glandulare pentru a permite schimbul de gaze la suprafața corpului. Prezența pielii glandulare și lipsită de formațiuni exoscheletice a constituit criteriul după care toți amfibienii actuali au fost incluși în Subclasa *Lissamphibia.*

Primii amfibieni și majoritatea tipurilor paleozoice aveau porțiunea superioară a craniului formată din numeroase oase groase, de origine dermică, constituind un adevărat acoperiș al craniului, de unde și denumirea de *stegocefali* (gr. *stegos* - acoperiș; *kephale* - cap). Pe suprafața corpului, mai ales pe partea ventrală, existau solzi osoși subțiri.

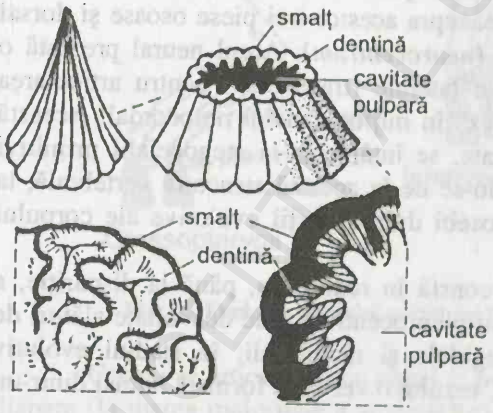


Fig. 85. Dinții cu structură labirintică ai stegocefalilor (după L. Moret, 1940).

Caractere generale. Scheletul prezintă diferite grade de osificare, unele porțiuni rămânând cartilaginoase tot timpul vieții. *Craniul* prezintă o serie de orificii: orbitare, nazale și orificiul pineal (acesta din urmă la formele primitive). La unii stegocefali, se menține inelul sclerotical în jurul orbitelor (inelul de susținere a membranei sclerotice). Stegocefalii legați mai mult de mediul acvatic prezentau pe oasele bolții craniene șanțuri ce adăposteau sistemul de canale al liniei laterale caracteristic peștilor. Orificiile nazale sunt situate pe partea superioară a craniului și nu pe cea inferioară ca la crosopterigieni. Falca inferioară se articulează la craniu prin intermediul osului pătrat. Hiomandibularul, care la pești avea rolul de articulare a fălcii inferioare la

craniu, constituie acum un os de transmisie a vibrațiilor sonore – *stapesul* (*columela*) – situat în *urechea medie*, care apare prima dată la amfibieni. Falca inferioară este formată din numeroase oase dermice (dentarul, angularul, articularul, splenialul) iar articularea ei la neurocraniu se face prin intermediul pătratului. Maxilarele sunt prevăzute cu dinți conici care pot fi concrescuți direct sau prinși cu un ciment de maxilare; la stegocefali, dinții conservă structura labirintică moștenită de la crosopterigieni (Fig. 85). Amfibienii au fost, de la început, animale carnivore.

Craniul se articulează la coloana vertebrală prin doi condili occipitali la formele actuale și prin unul sau, mai rar, doi condili la stegocefali.

Coloana vertebrală. Notocordul este persistent la amfibienii fosili și unele familii actuale de amfibieni. Vertebrele sunt, în general, amficelice la stegocefali și amficelice, opistocelice, procelice sau chiar platicelice, la formele actuale. Coloana vertebrală se regionalizează prin diferențierea funcțională a vertebrelor. Modul de alcătuire a vertebrelor reprezintă un criteriu esențial în sistematica stegocefalilor. Vertebrele acestora sunt formate din mai multe piese separate sau contopite, păstrând alcătuirea generală a vertebrelor arcocentrice de la crosopterigieni.

La tipurile primitive de stegocefali, corpul vertebral este format dintr-un arc semiinelar situat ventral față de notocord și anterior față de restul pieselor vertebrale, numit *intercentrum,* și două piese neunite, mai mici, situate posterolateral, numite *pleurocentre*; deasupra acestor trei piese osoase și dorsal față de notocord se află arcul neural (*neurocentrum).* Arcul neural prezintă o apofiză superioară spinoasă și apofize laterale (transverse) pentru articularea coastelor. Toate aceste piese delimitează în mijloc canalul notocordal. Această alcătuire a vertebrei, din piese separate, se întâlnește la stegocefalii primitivi (ichthyostegide și rachitomi). Pornindu-se de la această structură vertebrală, la stegocefali (labirintodonți) se pot deosebi două direcții evolutive ale corpului vertebral (Fig. 86):

1. direcția temnospondililor constă în reducerea, până la dispariție, a pleurocentrelor; stadiul intermediar, cu pleurocentrele bine dezvoltate alături de intercentru, caracterizează ichthyostegidele și rachitomii; în stadiul evolutiv avansat, reprezentat de *stereospondili,* rezultă o vertebră formată numai dintr-un intercentru puternic și arcul neural.

2. direcția antracosaurilor constă în reducerea intercentrelor și dezvoltarea pleurocentrelor. În acest proces, există un prim stadiu reprezentat de *embolomeri,* în care pleurocentrul, fiind tot mai mare, ajunge la aceeași mărime cu intercentrul; un al doilea stadiu, întâlnit la *seymouriamorfe,* este cel în care pleurocentrul depășește cu mult în mărime intercentrul. Această direcție de evoluție s-a continuat cu apariția amniotelor la care vertebra va fi formată numai

din pleurocentru şi neurocentru (cu excepţia primelor reptile care mai păstrează un intercentru redus).

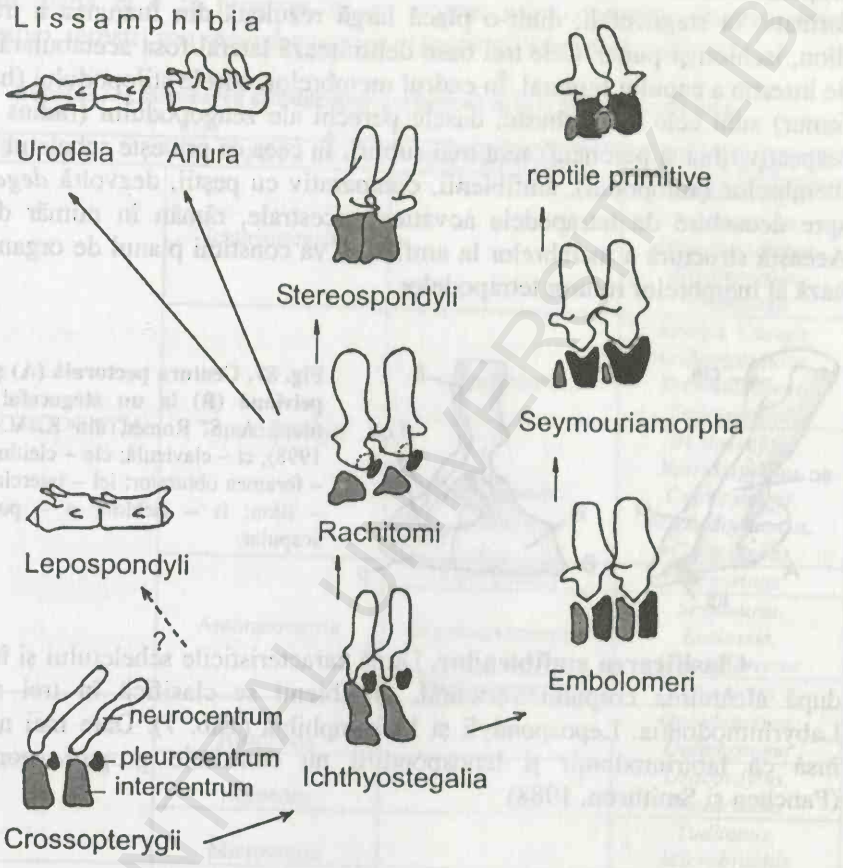


Fig. 86. Evoluţia corpului vertebral la amfibieni (bazat pe G. Kent, 1965).

Coasta se articulează cu capul ei pe intercentru. Atunci când intercentrul dispare (la marea majoritate a amniotelor), capul coastei ajunge să se articuleze între două corpuri vertebrale (respectiv pleurocentre).

Osificarea completă a corpului vertebral va conduce la închiderea completă a canalului notocordal, funcţia de susţinere a notocordului fiind preluată de către vertebre.

Centurile şi membrele. În legătură cu modul de deplasare terestru, membrele şi centurile prezintă cele mai mari deosebiri faţă de structurile

corespunzătoare peştilor. Centura scapulară (Fig. 87-A) a pierdut legătura cu craniul, permiţând creşterea mobilităţii capului faţă de restul corpului. Osul scapular este cel mai dezvoltat os al centurii. Centura pelviană (Fig. 87-B) este formată, la stegocefali, dintr-o placă largă rezultată din fuziunea a trei oase: ilion, ischion şi pubis. Cele trei oase delimitează lateral fosa acetabulară – locul de inserţie a capului femural. În cadrul membrelor, oasele stilopodului (humerus, femur) sunt cele mai robuste; oasele perechi ale zeugopodului (radius şi ulna, respectiv tibia şi peroneul) sunt mai subţiri. În ceea ce priveşte scheletul distal al membrelor (autopodul), amfibienii, comparativ cu peştii, dezvoltă *degete* care, spre deosebire de tetrapodele acvatice ancestrale, rămân în număr de cinci. Această structură a membrelor la amfibieni va constitui planul de organizare de bază al membrelor tuturor tetrapodelor.

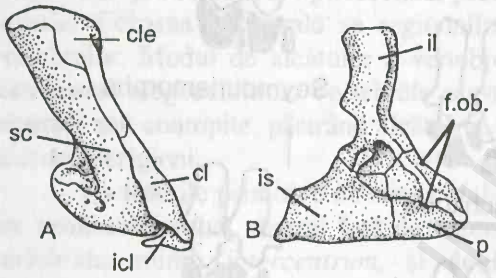


Fig. 87. Centura pectorală (A) şi centura pelviană (B) la un stegocefal *(Eryops)* (după A. S. Romer, din K. V. Kardong, 1998); cl – claviculă; cle – cleithrum; f. ob. – foramen obturator; icl – interclavicular; il – ilion; is – ischion; p – pubis; sc – scapular.

Clasificarea amfibienilor. După caracteristicile scheletului şi în special după alcătuirea corpului vertebral, amfibienii se clasifică în trei subclase: Labyrinthodontia, Lepospondyli şi Lissamphibia (Tab. 7). Date mai noi susţin însă că labirintodonţii şi lepospondilii nu constituie grupuri monofiletice (Panchen şi Smithson, 1988).

Subclasa Labyrinthodontia

Labirintodonţii, numiţi şi stegocefali, reprezintă majoritatea amfibienilor din Paleozoicul superior şi aproape totalitatea celor din Triasic. Numele lor – *labirintodonţi* – este legat de structura labirintică a dinţilor rezultată prin pătrunderea stratului extern de smalţ în interiorul dentinei, caracter ancestral moştenit de la peştii crosopterigieni (Fi, 85). Capul este plat şi acoperit cu plăci osoase dermice groase şi sculptate, dispuse regulat, motiv pentru care sunt numiţi şi *stegocefali.* Bolta palatină este perforată, la fel ca la crosopterigieni, de ferestre largi. La unii stegocefali, septul nazal este lat, ca la osteolepiforme, la alţii este îngust, ca la porolepiforme. Corpul era acoperit cu solzi asemănători

celor de la peşti dar mai subţiri, care-i protejau de pierderea rapidă a apei la suprafaţa corpului.

Stegocefalii au atins, în evoluţia lor, cele mai mari dimensiuni printre amfibieni, până la 4 m lungime, şi au ocupat nişe ecologice diverse, fiind semiacvatici, tereştri sau secundar acvatici (dulcicoli sau chiar marini).

Tabelul 7. Clasificarea amfibienilor prezentaţi în text (Clasa Amphibia)

Subclasa	Ordinul	Subordinul	Genul
LABYRINTHODONTIA	Ichthyostegalia		*Acanthostega, Ichthyostega, Obruchevichthys, Elginerpeton, Ventastega*
	Temnospondyli	Rachitomi	*Eryops, Cacops, Archaegosaurus, Trematosaurus, Doleserpeton*
		Stereospondyli	*Bentosuchus, Batracosuchus, Capitosaurus, Mastodonsaurus, Gerrothorax*
	Anthracosauria	Embolomeri	*Eogyrinus*
		Seymouriamorpha	*Seymouria, Kotlassia, Discosauriscus*
		Diadectomorpha	*Diadectes*
LEPOSPONDYLI	Aïstopoda		*Ophiderpeton, Dolichosoma*
	Nectridea		*Urocordylus, Diplocaulus*
	Microsauria		*Tuditanus, Microbrachis*
LISSAMPHIBIA	Urodela		*Karaurus, Andrias*
	Anura	Proanura	*Triadobatrachus*
		Euanura	*Rana*
	Gymnophiona		*Eocaecilia*

Clasificare. Labirintodonţii se grupează (după Romer, 1966) în trei ordine: Ichthyostegalia, Temnospondyli şi Anthracosauria.

Din punct de vedere evolutiv temnospondilii se încadrează în linia „Batrachomorpha" pentru că din rândurile lor se desprind amfibienii actuali, iar antracosaurii se înscriu în linia „Reptilomorpha" deoarece din cadrul lor se desprind reptilele, ducând astfel mai departe evoluţia tetrapodelor.

Ordinul Ichthyostegalia

Cuprinde cele mai vechi tetrapode cunoscute, care mai păstrează încă unele caractere moştenite de la peştii crosopterigieni. Genul reprezentativ este *Ichthyostega* (Fig. 88) din Devonianul superior (Groenlanda).

Ichthyostega era un stegocefal de 1 m lungime, din care 20 cm revin craniului. Caracterele ihtiene ale scheletului sunt:

- oasele bolţii craniene prezintă o dispoziţie asemănătoare şi omologabilă celei de la rhipidistienii osteolepiformi;
- prezenţa de vestigii ale oaselor aparatului opercular în cadrul craniului: preopercularul şi subopercularul;
- nările situate inferior;
- dinţi cu structură labirintică;
- canalele liniei laterale prezente la nivelul oaselor bolţii craniene;
- arcurile neurale şi hemale ale cozii se prelungesc cu radii osoase ce susţin o înotătoare codală asemănătoare cu cea de la peşti, ceea ce indică o viaţă acvatică încă importantă. *Ichthyostega* este singurul tetrapod care prezintă o înotătoare susţinută, ca şi la peşti, cu radii osoase;
- alcătuirea vertebrelor din piese nesudate (*intercentrum*, *pleurocentrum*, *neurocentrum*);

Spre deosebire de crosopterigieni, *Ichthyostega* prezintă o serie de caractere noi, de tetrapod:

- centurile şi membrele construite după modelul tetrapodelor; membrul posterior, singurul cunoscut, avea şapte degete (cu formula falangelor: 3, 4, 2, 3, 4, 4, 3) prinse într-o membrană înotătoare, ceea ce indică însă o viaţă dominant acvatică; centura scapulară pierde legătura cu craniul.
- craniul este mult întărit prin ataşamentul solid al oaselor dermice la cutia cranianã dar gradul de osificare a cutiei craniene este redus; în comparaţie cu crosopterigienii, regiunea preorbitară este mult mai alungită decât cea postorbitară;
- vertebrele sunt mai bine osificate decât la rhipidistieni, cu zigapofizele bine dezvoltate, care permit o mişcare ondulatorie a coloanei vertebrale (tetrapodele inferioare „înoată" pe uscat).
- pe linia medioventrală a corpului apare un os nou, *sternum,* care întăreşte partea ventrală a centurii pectorale;

Ichthyostega nu este strămoşul direct al tetrapodelor, dar reprezintă o modalitate de constituire a structurii de tetrapod. Acest gen prezintă unele caractere de specializare care pun în discuţie calitatea sa de formă intermediară (de exemplu absenţa osului intertemporal, comun crosopterigienilor şi multor labirintodonţi).

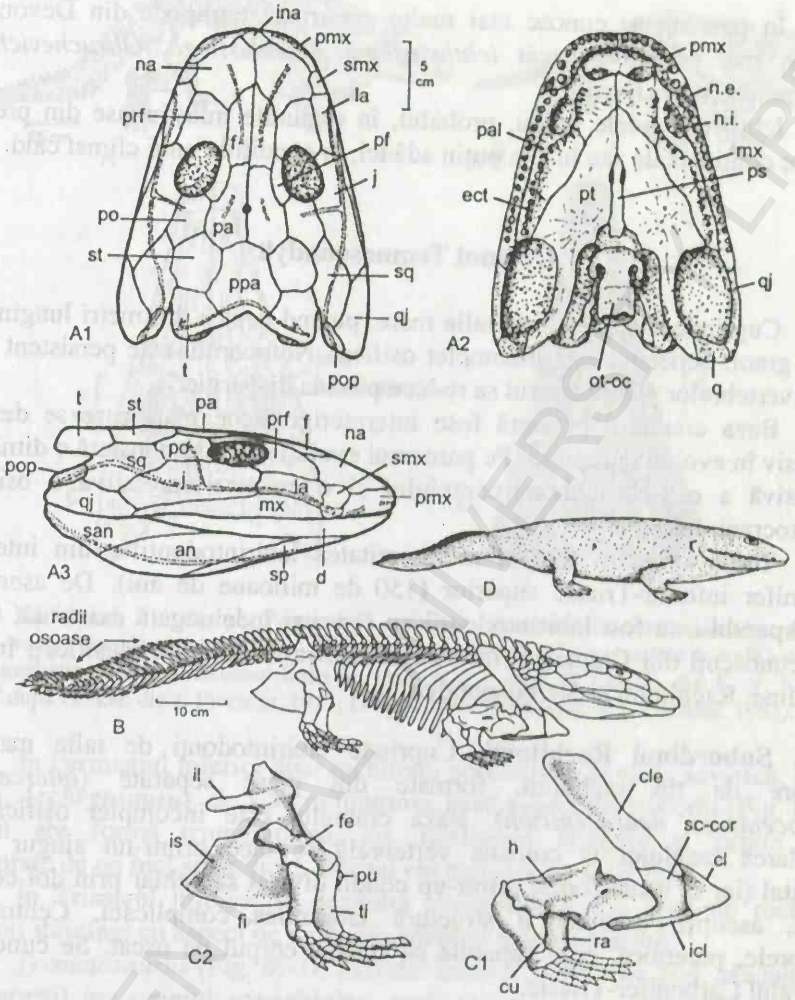


Fig. 88. ***Ichthyostega*, Devonian superior.** A – craniul în vedere dorsală (A1), ventrală (A2) şi laterală (A3); B – scheletul reconstituit; C – scheletul apendicular: anterior (C1, ipotetic pentru oasele membrului) şi posterior (C2); D – aspectul corpului reconstituit (A modificat după Jarvik, 1980, din R. Carroll, 1988; B şi C după Jarvik, din K. V. Kardong, 1998); D după Jarvik din Heberer, 1967); an – angular; cl – claviculă; cle – cleithrum; cu – cubitus; d – dentar; ect – ectopterigoid; f – frontal; fe – femur; fi – fibulă; icl – interclavicular; il – ilion; is – ischion; h – humerus; ina – internazal; j – jugal; la – lacrimal; mx – maxilar; n. e. – narină externă; n. i. – narină internă; ot-oc – porţiunea otico-occipitală a cutiei craniene; pa – parietal; pal – palatin; pf – postfrontal; po – postorbital; pop – preopercular; ppa – postparietal; prf – prefrontal; ps – parasfenoid; pt – pterigoid; pu – pubis; ra – radius; q – pătrat; qj – pătratojugal; san – supraangular; sc-cor – scapulo-coracoid; smx – septomaxilar; sp – splenial; sq – scvamosal; st – supratemporal; t – tabular; ti – tibie.

În prezent, se cunosc mai multe genuri de tetrapode din Devonianul superior, mai primitive decât *Ichthyostega*: *Acanthostega*, *Obruchevichthys*, *Elginerpeton*, *Ventastega*.

Ichthyostegidele trăiau, probabil, în regiunile mlăştinoase din preajma lacurilor continentale sau în ape puţin adânci, în condiţiile unui climat cald.

Ordinul Temnospondyli

Cuprinde stegocefali de talie mare, putând depăşi doi metri lungime, cu aspect greoi. Scheletul este incomplet osificat. Notocordul este persistent iar în cadrul vertebrelor pleurocentrul se reduce până la dispariţie.

Baza craniului prezintă fose interpterigoidiene mari care se dezvoltă progresiv în evoluţia grupului. Pe parcursul evoluţiei lor, se constată o diminuare progresivă a osificării chondrocraniului şi o creştere corelativă a osificării dermatocraniului.

Temnospondilii reprezintă majoritatea labirintodonţilor din intervalul Carbonifer inferior-Triasic superior (150 de milioane de ani). De asemenea, temnospondilii au fost labirintodonţii cu cea mai îndelungată existenţă, ultimii fiind cunoscuţi din Cretacicul inferior al Australiei. Ei sunt clasificaţi în două subordine: Rachitomi şi Stereospondyli.

Subordinul Rachitomi. Cuprinde labirintodonţi de talie mare, cu vertebre de tip rachitom, formate din piese separate (*intercentrum*, *pleurocentrum*, *neurocentrum*). Baza craniului este incomplet osificată iar articularea craniului la coloana vertebrală se face printr-un singur condil occipital (iar la unele forme printr-un condil divizat sau chiar prin doi condili). Dinţii, ascuţiţi, prezintă o structură labirintică complicată. Centurile şi membrele, puternice, erau capabile să susţină corpul pe uscat. Se cunosc din intervalul Carbonifer-Triasic.

Eryops (Fig. 89-A) (Permian, America de Nord). Era o formă predominant de uscat, de circa 2 m lungime; capul este mare (43,7 cm lungime şi 34 cm lăţime). Dermatocraniul, pe lângă elementele cunoscute, prezintă un os interfrontonazal. Deasupra apofizelor neurale, se întindea un şir de plăci mici cu rol protector împotriva uscăciunii. Absenţa foselor senzoriale şi structura membrelor sugerează un mod de viaţă terestru.

Cacops (Fig. 89-B) (Permian). Corpul avea 40 cm lungime, din care capul reprezintă o treime. Centurile şi membrele sunt robuste iar degetele relativ lungi, ceea ce indică un mod de viaţă terestru. Acest gen face parte din Familia Dissorophidae din care, mai recent, se presupune că s-ar fi desprins anurele.

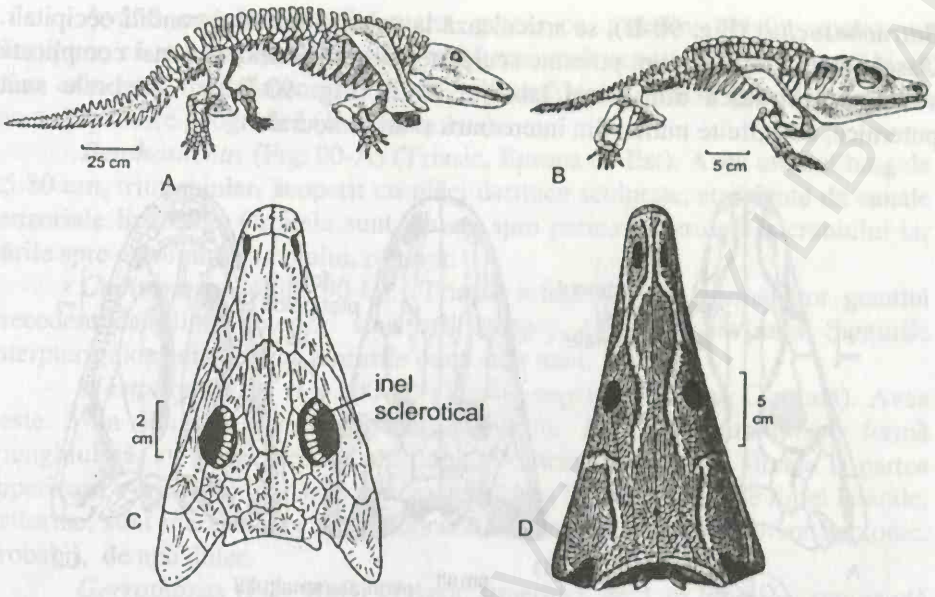


Fig. 89. Rachitomi. A – *Eryops*, Permian; B – *Cacops*, Permian; C – *Archegosaurus*, Permian inferior, vedere dorsală a craniului; D – *Trematosaurus*, Triasic inferior, vedere dorsală a craniului cu ornamentația oaselor și sistemul liniei laterale (A și B după R. Carroll, din K. V. Kardong, 1998; C după Hofker, din J. Piveteau, 1955; D după Säve-Söderbergh în J. Piveteau, 1955).

În Permianul inferior apar rachitomi specializați la viața acvatică. Dintre aceștia, *Archegosaurus,* de 1,50 m lungime, avea aspect de crocodil (Fig. 89-C). Craniul are formă triunghiulară, cu maxilarele alungite și orbite largi, înconjurate de un inel sclerotical. Corpul era acoperit cu solzi mici.

În Triasicul inferior se dezvoltă trematosaurii, un grup de rachitomi prădători ihtiofagi cu aspect de crocodil, adaptați la viața marină.

Trematosaurus (Fig. 89-D) (Triasic inferior, Africa de Sud, Madagascar, Spitzbergen) are craniul triunghiular, mult alungit, cu oasele bolții craniene intens sculptate și străbătute de canale pronunțate, liriforme, ale liniei laterale. Orbitele se deschid spre mijlocul craniului iar nările la extremitatea lui anterioară. Dinții se găsesc atât pe maxilare cât și pe oasele palatine.

La sfârșitul Triasicului, trematosaurii dispar, fiind probabil eliminați prin concurența reptilelor care, acum, se specializează intens la viața marină.

Subordinul Stereospondyli. Reprezintă grupul evoluat al temnospondililor, care a viețuit în Permian și Triasic. Craniul, mare, aplatizat, complet osificat, alungit la *Benthosuchus* (Fig. 90-A) sau scurt la

Batrachosuchus (Fig. 90-B), se articulează la coloană prin doi condili occipitali. Oasele bolții craniene sunt puternic sculptate. Dinții prezintă cea mai complicată structură labirintică dintre toți labirintodonții (Fig. 90-D2). Vertebrele sunt puternice, constituite numai din intercentru și arcul neural.

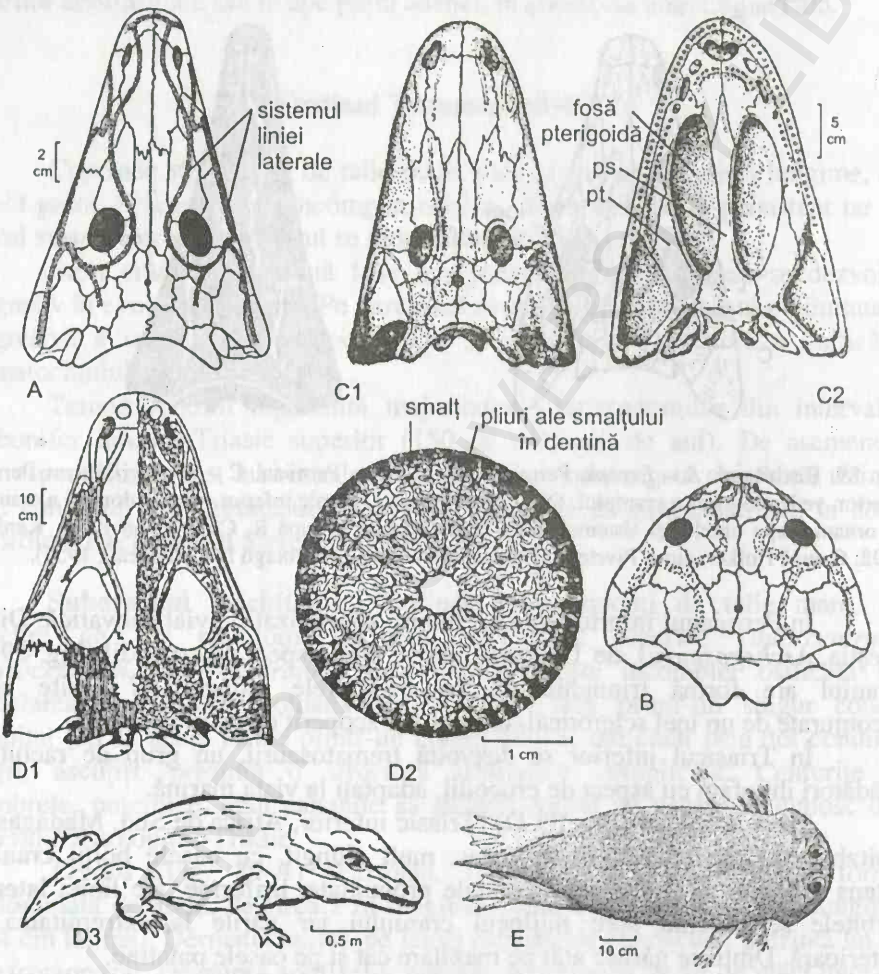


Fig. 90. Stereospondyli. A – *Benthosuchus*, Triasic, craniul văzut dorsal; B – *Batrachosuchus*, Triasic; C – *Capitosaurus*, Triasic inferior: C1 – craniul văzut dorsal; C2 – craniul văzut ventral; D – *Mastodonsaurus*, Triasic superior: D1 – craniul văzut dorsal; D2 - secțiune transversală printr-un dinte; D3 – reconstituirea corpului; E – *Gerrothorax*, Triasic superior; E – (A după J. Piveteau, 1955; B după Watson, 1956; C și D după L. Davitașvili, 1956; E după Nilsson în J. Piveteau, 1955); ps – parasfenoid; pt – pterigoid.

Având corpul de talie mare, greoi, cu membre relativ scurte, se presupune că stereospondilii duceau viaţă mai mult acvatică. Stereospondilii au atins cele mai mari dimensiuni dintre toţi amfibienii. Unele genuri au avut o mare răspândire geografică (*Benthosuchus*).

Benthosuchus (Fig. 90-A) (Triasic, Europa de Est). Avea craniul lung de 25-80 cm, triunghiular, acoperit cu plăci dermice sculptate, străbătute de canale senzoriale liriforme. Orbitele sunt situate spre partea superioară a craniului iar nările spre extremitatea botului, rotunjit.

Capitosaurus (Fig. 90-C), (Triasic inferior). Este asemănător genului precedent dar dinţii anteriori sunt mai alungiţi. Orbitele sunt mici. Şanţurile interpterigoide sunt late iar şanţurile otice sunt mici.

Mastodonsaurus (Fig. 90-D) (Triasic superior, Europa Centrală). Avea peste 3 m lungime din care craniul măsura 1,25 m. Craniul are formă triunghiulară, cu partea posterioară largă. Orbitele sunt mari şi situate la partea superioară a craniului iar nările spre extremitatea botului. Canalele liniei laterale, liriforme, sunt încrustate pe partea dorsală a craniului. Era un carnivor bentonic, probabil, de apă dulce.

Gerrothorax (Fig. 90-E) (Triasic superior), de 1 m lungime, reprezintă un tip aberant, cu branhii externe în stadiul adult şi morfologie de animal acvatic. Corpul este aplatizat dorsoventral şi prevăzut cu o armură dorsală şi alta ventrală. Membrele, scurte, sunt unite printr-o membrană. Capul este lat, cu orbite deosebit de largi şi apropiate între ele (fiind separate de o bară reprezentată de osul frontal); gura largă şi ochii situaţi dorsal sunt caracterele unui prădător bentonic. Este posibil ca asemenea amfibieni să fi evoluat prin pedomorfoză din alţi temnospondili.

Ordinul Anthracosauria

Cuprinde labirintodonţi de talie mică şi mijlocie, cu aspect de şopârle, cunoscuţi din intervalul Carbonifer superior-Permian superior, la care evoluţia corpului vertebral s-a desfăşurat în direcţia dezvoltării pleurocentrelor, care formează discuri complete în jurul notocordului, şi a reducerii intercentrelor. Craniul se articulează la coloană printr-un singur condil occipital. Este grupul de origine al reptilelor.

Antracosaurii sunt clasificaţi în trei subordine: Embolomeri, Seymouriamorpha şi Diadectomorpha.

Subordinul Embolomeri. Cuprinde antracosauri adaptaţi la viaţa acvatică, cu corpul foarte mult alungit, coada lungă şi membrele reduse. În

cadrul vertebrelor, intercentrul se reduce dimensional comparativ cu pleurocentrul dar formează încă un inel închis în jurul notocordului. Craniul este mai înalt decât la ceilalţi labirintodonţi şi alungit anterior, având orbitele mici; suturile interosoase adesea sunt puţin distincte. Există mici fose posttemporale. Şanţurile otice au formă de fantă. Osul pătrat este situat înapoia condilului occipital. Tabularele au prelungiri în formă de coarne. Clavicula formează o tijă posterioară scurtă sau absentă. Lama iliacă a pelvisului nu se alungeşte posterior.

Embolomerii păstrează în structura scheletului caractere arhaice de ichthyostegide şi chiar de peşti crosopterigieni (osul preopercular). Se cunosc din intervalul Carbonifer superior-Permian.

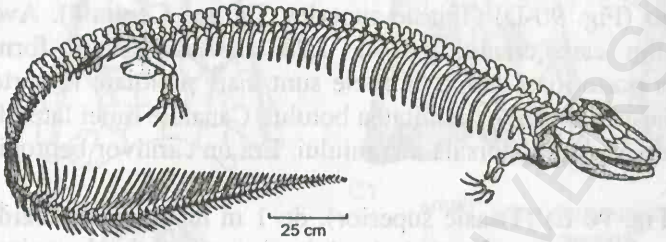


Fig. 91. ***Eogyrinus*****, Carbonifer superior** (după R. Carroll, din K. V. Kardong, 1998).

Eogyrinus (Fig. 91) (Carbonifer superior, Anglia). Avea corpul foarte lung, salamandriform, de 4-5 m. Orbitele sunt mici, apropiate, situate la mijlocul craniului; fosele posttemporale lipsesc. Nările externe sunt mici; nările interne sunt mari şi situate anterior. Regiunea codală a coloanei vertebrale reprezenta aproape jumătate din lungimea totală a corpului.

Subordinul Seymouriamorpha. Acest grup de antracosauri cuprinde genuri cu caractere mixte, de amfibieni şi reptile. Sunt cunoscuţi din intervalul Carbonifer superior-Permian. Craniul facial este puternic sudat la neurocraniu. Şanţurile otice sunt mari. Tabularele lipsite de coarne. Osul pătrat este situat la nivelul sau înaintea condilului occipital. Clavicula prezintă o ramură posterioară lungă. Ilionul cu lama posterioară alungită în urmă. Vertebrele sunt prevăzute cu arcuri neurale mari, zigapofize distincte şi cu suprafeţe de articulare în plan orizontal; intercentrele sunt de formă semilunară şi puternic dezvoltate comparativ cu pleurocentrele. Duceau viaţă terestră sau acvatică.

Genul reprezentativ este *Seymouria* (Fig. 92) din Permianul inferior (America de Nord). Corpul are aspect de şopârlă, mai înălţat faţă de sol, cu lungimea de 0,70-1,0 m. Arcurile neurale, centurile şi membrele, puternice, au structură reptiliană. Osul coracoid, absent la ceilalţi stegocefali, este prezent pe partea ventrală a centurii scapulare iar interclavicularul are, ca şi la reptile, o formă îngustă şi alungită, spre deosebire de interclavicularul scurt şi larg al

stegocefalilor. În cadrul centurii pelviene, ilionul este lărgit, ca la reptile. Membrele anterioare prezintă cinci degete cu un număr de falange asemănător celui de la reptile. În mers, animalul nu atingea solul cu abdomenul.

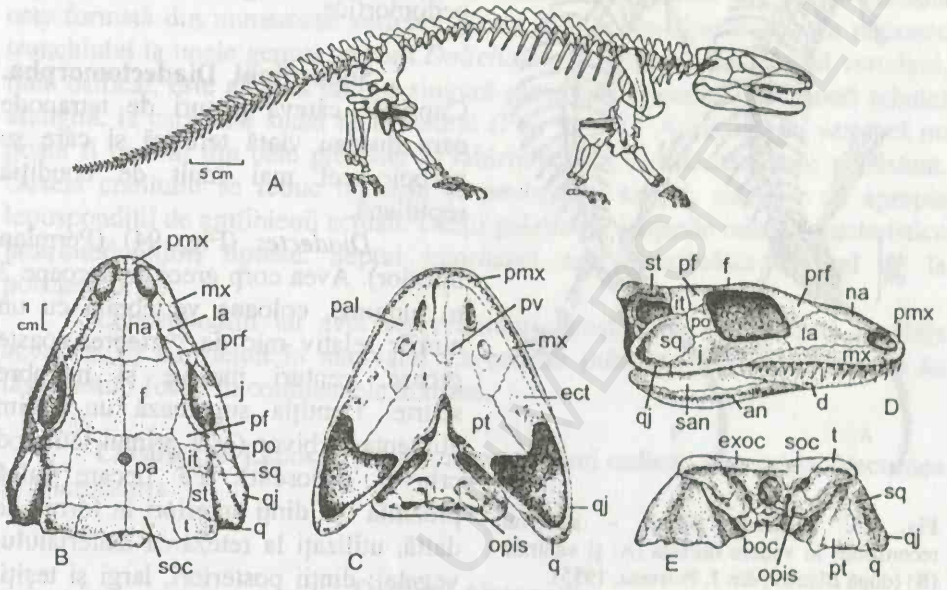


Fig. 92. ***Seymouria baylorensis*, Permian inferior.** Scheletul reconstituit (A), craniul văzut dorsal (B), ventral (C), lateral (D) şi posterior (E) (A după White, 1939, din M. Benton, 2000; B-E după L. Davitaşvili, 1956); an – angular; boc – bazioccipital; d – dentar; ect – ectopterigoid; exoc – exoccipital; f – frontal; it – intertemporal; j – jugal; la – lacrimal; mx – maxilar; na – nazal; opis – opistotic; pal – palatin; pf – postfrontal; pmx – premaxilar; po – postorbital; prf – prefrontal; pt – pterigoid; pv - prevomer; q – pătrat; qj – pătratojugal; san – supraangular; soc – supraoccipital; sq – scvamozal; st – supratemporal; t – tabular.

Seymouria prezenta şi caractere de labirintodont: bolta craniană formată din oase dermice sculptate, printre care există şi *intertemporalul*, absent la reptile, deschiderile otice largi. Canalele liniei laterale erau prezente la nivelul craniului adult, ceea ce indică existenţa unui stadiu acvatic.

Seymouria nu este un strămoş direct al reptilelor deoarece datează din Permianul inferior iar reptilele erau deja apărute şi destul de diversificate încă din Carboniferul superior. Acest gen ne oferă o imagine despre modul cum ar fi putut arăta tetrapodul care a făcut trecerea de la amfibieni la reptile.

Kotlassia (Fig. 93) (Permian superior). Este o formă mai primitivă decât *Seymouria*, adaptată la viaţa semiacvatică. Craniul este lat şi plat, membrele mai lungi şi subţiri decât cele de la *Seymouria*.

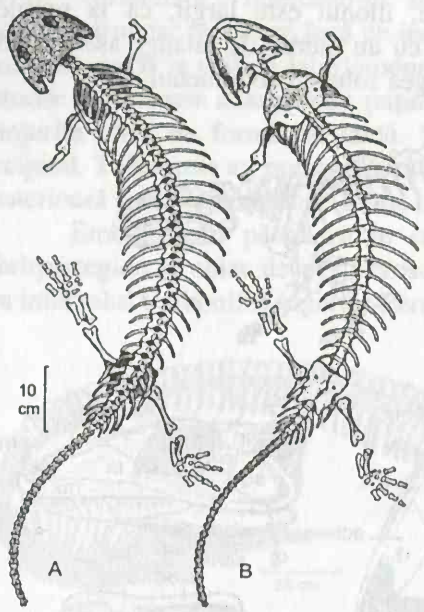


Fig. 93. *Kotlassia prima* – scheletul reconstituit în vedere dorsală (A) şi ventrală (B) (după Bîstrov, din J. Piveteau, 1955).

Discosauriscus (Permian inferior). Era un prădător cu aspect saurian, de circa 20 cm lungime. Se pare că prezenta larve acvatice pedomorfice.

Subordinul Diadectomorpha. Cuprinde câteva genuri de tetrapode care duceau viaţă terestră şi care se apropie cel mai mult de condiţia reptiliană.

Diadectes (Fig. 94) (Permian inferior). Avea corp greoi de aproape 2 m lungime, coloana vertebrală cu un număr relativ mic de vertebre, coaste groase, centuri masive şi membre scurte. Dentiţia sugerează un regim alimentar erbivor (este primul tetrapod erbivor cunoscut). Pe fiecare falcă prezintă opt dinţi anteriori în formă de daltă, utilizaţi la retezarea materialului vegetal; dinţii posteriori, largi şi teşiţi, erau folosiţi pentru măcinare. Spre deosebire de reptilele captorhinide, cu care se aseamănă foarte mult, *Diadectes* prezintă şanţuri otice, ca toţi stegocefalii.

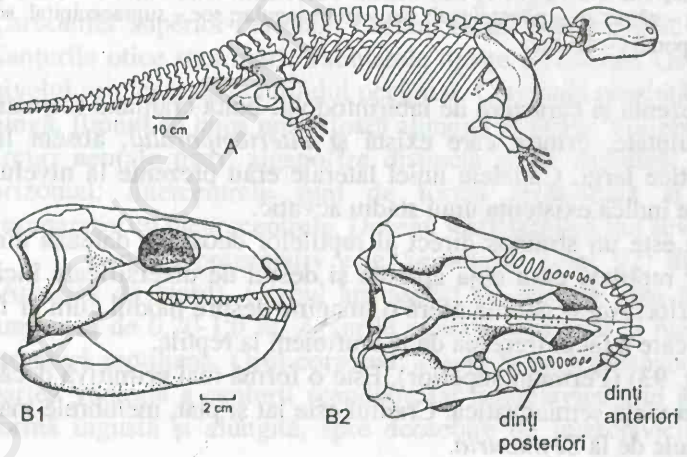


Fig. 94. ***Diadectes*, Permian inferior.** A – scheletul reconstituit; B1 – craniul în vedere laterală; B2 – craniul în vedere ventrală în care se văd dinţii anteriori pentru apucat şi retezat materialul vegetal şi dinţii posteriori măcinători (A după A. S. Romer, din M. Benton, 2000; B după R. Carroll, 1969, din M. Benton, 2000).

Subclasa Lepospondyli

Lepospondilii formează un grup relativ restrâns de amfibieni paleozoici, de talie mică (până la 20 cm, rar 75 cm), cu membre reduse sau absente, dar cu regiunea codală lungă, având aspect de salamandre, şopârle sau şerpi. Coloana este formată din numeroase vertebre (peste 200 de vertebre numai în regiunea trunchiului la unele genuri precum *Dolichosoma* – Fig. 95-B). Corpul vertebral, bine osificat, este alcătuit dintr-o singură piesă (pleurocentru) de formă tubular alungită, la care este sudat arcul neural (Fig. 95-A1). Acest tip de vertebră nu poate fi derivat din cele prezente la labirintodonţi. Notocordul este persistent. Oasele craniului se reduc numeric şi devin mai subţiri, caracter ce apropie lepospondilii de amfibienii actuali. Dinţii palatini şi şanţurile otice, caracteristice labirintodonţilor, lipsesc. Septul internazal este asemănător cu cel de la porolepiforme.

Lepospondilii au avut reprezentanţi tereştri sau specializaţi la viaţa acvatică. Ei au vieţuit în intervalul Carbonifer inferior-Permian inferior şi au lăsat resturi fosile în continentele nordice.

Clasificare. Lepospondilii se împart în trei ordine: Aïstopoda, Nectridea şi Microsauria.

Ordinul Aïstopoda

Cuprinde şapte genuri cu aspect serpentiform, lipsite de membre şi centuri şi cu un număr mare de vertebre (până la 230). Dimensiunile lor variază între 5 şi 100 cm. Se cunosc din intervalul Carbonifer-Permian inferior (America de Nord şi Europa).

Dolichosoma (Fig. 95-B) (Carbonifer superior). Avea aspect de şarpe, membrele şi centurile lipsind; coada lungă era formată din zeci de vertebre. Ducea viaţă acvatică şi prezenta branhii externe.

Ordinul Nectridea

Nectridienii reprezintă un grup acvatic cu aspect de triton şi cu cozi foarte lungi, turtite lateral, folosite probabil la înot. Vertebrele codale au spinele dispuse simetric deasupra şi dedesubtul corpurilor vertebrale (Fig. 95-A2). Sunt cunoscuţi din Carboniferul superior şi Permian.

Urocordylus (Fig. 95-C) (Carbonifer superior). Era asemănător unei salamandre, de până la 50 cm lungime, cu membre reduse şi coada mai lungă decât restul corpului.

Diplocaulus (Fig. 95-E) (Permian inferior). Era o formă bizară de amfibian. Craniul, cu aspect triunghiular şi aplatizat, prezintă două prelungiri înguste posterolaterale, ca nişte coarne, formate pe seama oaselor scvamosale, tabulare, parietale şi postparietale. Gura era mică iar ochii situaţi mult în faţă şi orientaţi în sus, ceea ce sugerează că ducea o viaţă bentonică.

Ordinul Microsauria

Microsaurii au constituit cel mai mare grup de lepospondili (12 familii), adaptaţi la viaţa în habitate terestre, care au trăit în Carboniferul superior şi Permianul inferior. Unele genuri s-au adaptat în mod secundar la viaţa acvatică (corp subţire, membre slab dezvoltate) sau la săpatul în sol sau litieră (corp alungit, membre scurte, zona occipitală a craniului masivă).

Tuditanus (Fig. 95-D) (Carbonifer superior, America de Nord). Este un reprezentant cu adaptări la viaţa de uscat. Are un aspect saurian, membre puternice, craniu robust, dinţi scurţi şi ascuţiţi, adaptaţi la hrănirea cu artropode.

Microbrachis (Fig. 95-E) (Carbonifer superior, Europa). Era un mic amfibian de circa 10 cm lungime, cu aspect de şopârlă. Membrele erau puţin dezvoltate, fiind probabil adaptat în mod secundar la viaţa acvatică. Trăiau mai mult pe uscat şi se hrăneau cu mici nevertebrate.

Subclasa Lissamphibia

În această subclasă sunt cuprinşi amfibienii actuali şi strămoşii lor direcţi, care aparţin la trei ordine: Urodela (Caudata), Anura (Salientia) şi Gymnophiona. Aceştia prezintă o serie de caractere, prin care se deosebesc de majoritatea amfibienilor paleozoici: tegument subţire, bogat în glande, lipsit de formaţiuni scheletice (solzi, plăci), cu rol în respiraţie; craniul este alcătuit din oase puţine şi subţiri şi nu prezintă ochi pineal. Între formele paleozoice şi cele moderne de amfibieni există o mare discontinuitate în ceea ce priveşte resturile fosile de care dispunem. Nu se cunosc forme evidente de trecere şi, în general, nu se cunosc decât resturi sporadice pe parcursul Mesozoicului şi Neozoicului.

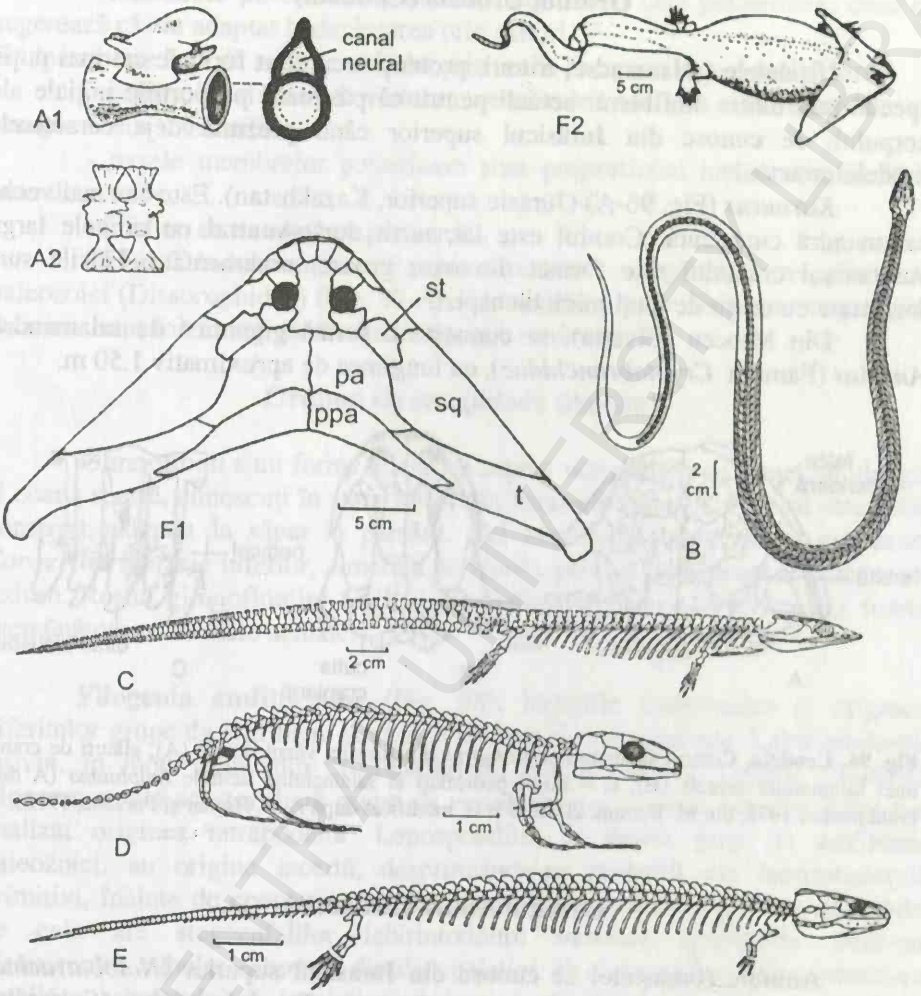


Fig. 95. Lepospondyli. A1 – vertebră de tip lepospondil; A2 – vertebre codale în vedere laterală (*Sauropleura*); B – *Dolichosoma longissimum*, Carbonifer superior, scheletul reconstituit; C – *Urocordylus scalaris*, Carbonifer superior, scheletul reconstituit; D – *Tuditanus*; E – *Microbrachis pelikani*, Carbonifer superior, scheletul reconstituit; F – *Diplocaulus*, Permian inferior: craniul văzut dorsal reconstituit (F1) şi aspectul corpului reconstituit (F2) (A1 din V. Barbu, 1968; A2 după A. C. Milner, 1980, în M. Benton, 2000; B după Fritsch, din J. Piveteau, 1955; C şi E după Steen, din J. Piveteau, 1955; D după R. Carroll şi Gaskill, 1978, în M. Benton, 2000; F1 după Williston, din J. Piveteau, 1955; F2 modificat după Cruickshank şi Skews, 1980, din M. Benton, 2000); pa – parietal; ppa – postparietal; sq – scvamosal; st – supratemporal; t – tabular.

Ordinul Urodela (Caudata)

Urodelele (salamandre, tritoni, proteuşi etc.) sunt formele cel mai puţin specializate dintre amfibienii actuali pentru că păstrează proporţiile iniţiale ale corpului; se cunosc din Jurasicul superior când prezintă deja caracterele urodelelor actuale.

Karaurus (Fig. 96-A) (Jurasic superior, Kazakhstan). Este cea mai veche salamandră cunoscută. Craniul este lat, turtit dorso-ventral cu orbitele largi. Acoperişul craniului este format din oase groase, ornamentate. Fălcile sunt înzestrate cu un şir de dinţi mici, bicuspizi.

Din Miocen (Elveţia), se cunoaşte o formă gigantică de salamandră, *Andrias* (Familia *Cryptobranchidae*), cu lungimea de aproximativ 1,50 m.

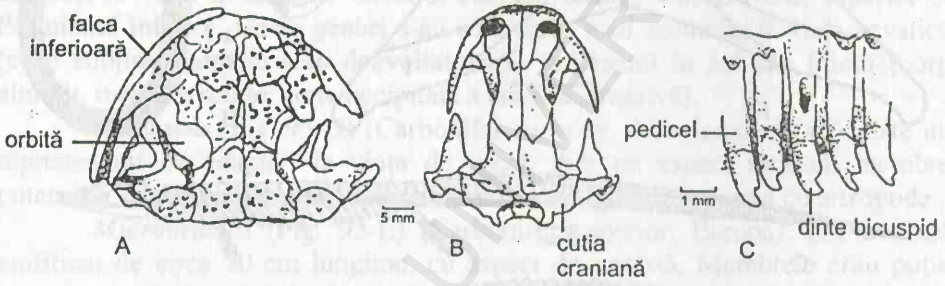


Fig. 96. Urodela. Craniul salamandrei *Karaurus* din Jurasic, văzut dorsal (A), alături de craniul unei salamandre actuale (B); C – dinţii pedicelaţi ai salamandrei actuale *Amphiuma* (A după Ivakhnenko, 1978, din M. Benton, 2000, B şi C, modificat după A. S. Romer şi Parsons, 1970).

Ordinul Anura (Salientia)

Anurele (broaştele) se cunosc din Jurasicul superior (*Notobatrachus*). Strămoşii lor direcţi ar putea fi proanurele de tip *Triadobatrachus* (Subordinul Proanura) din Triasicul superior (Madagascar).

Triadobatrachus (= *Protobatrachus*) (Fig. 97-B) prezintă multe asemănări cu genul actual *Rana* (Fig. 97-C):

- craniu aplatizat, de formă triunghiulară, format din oase subţiri şi înguste (alături de elemente cartilaginoase);
- fuzionarea unor oase din bolta craniană, frontalele şi parietalele, cu formarea osului fronto-parietal;
- orbitele foarte largi;

- membrele posterioare sunt mai lungi decât cele posterioare, ceea ce sugerează că era adaptat la deplasarea prin salturi.

Se deosebeşte însă de anurele actuale, prin unele caractere de nespecializare:

- numărul mai mare de vertebre; vertebrele codale nu sunt sudate într-un complex osos – urostilul;

- oasele membrelor posterioare sunt proporţional mai scurte decât la anurele actuale;

- tibia nu este sudată cu peroneul.

Genul *Triadobatrachus* ar putea reprezenta o legătură între rachitomii paleozoici (Dissorophidae) (Fig. 97-A) şi broaştele actuale. Fosilele postjurasice de anure sunt foarte asemănătoare cu tipurile moderne.

Ordinul Gymnophiona (Apoda)

Gimnofionii sunt forme apode cu aspect vermiform, cu trunchiul alungit şi coada scurtă, cunoscuţi în stare fosilă din Jurasicul inferior. Craniul este solid construit, adaptat la săpat în pământ. Cel mai vechi reprezentant cunoscut, *Eocaecilia* (Jurasic inferior, America de Nord), posedă încă membrele dar mult reduse. Restul gimnofionilor fosili datează din Paleocen când erau deja foarte asemănători cu formele actuale.

Filogenia amfibienilor (Fig. 98). Relaţiile filogenetice şi originea diferitelor grupe de amfibieni sunt încă neclare şi controversate. Labirintodonţii provin, în mod sigur, din crosopterigienii osteolepiformi. Despre afinităţile filogenetice ale acestor două grupe de vertebrate s-a discutat anterior, când s-a analizat originea tetrapodelor. Lepospondilii, al doilea grup de amfibieni paleozoici, au origine incertă, desprinzându-se probabil din labirintodonţii primitivi, înainte de conturarea temnospondililor. Ei au caractere net deosebite de cele ale stegocefalilor labirintodonţi: vertebre constituite dintr-un pleurocentru tubular, absenţa dinţilor palatini şi a şanţurilor otice, structura gracilă a scheletului şi specializarea timpurie la diferite moduri de viaţă, în Carboniferul inferior având deja o mare diversitate morfologică. Unii autori consideră că lepospondilii ar avea o origine distinctă de cea a labirintodonţilor, la nivelul altor forme de crosopterigieni rhipidistieni.

Majoritatea grupelor de amfibieni paleozoici încep să dispară spre sfârşitul Triasicului, un singur gen supravieţuind până în Jurasicul mediu. Recent, în sudul Australiei a fost făcută o descoperire remarcabilă, un labirintodont temnospondil (*Koolasuchus*) din Cretacicul inferior (115 milioane de ani vechime), care supravieţuise încă 45 de milioane de ani ultimilor stegocefali cunoscuţi în stare fosilă (o adevărată „fosilă vie" a Cretacicului).

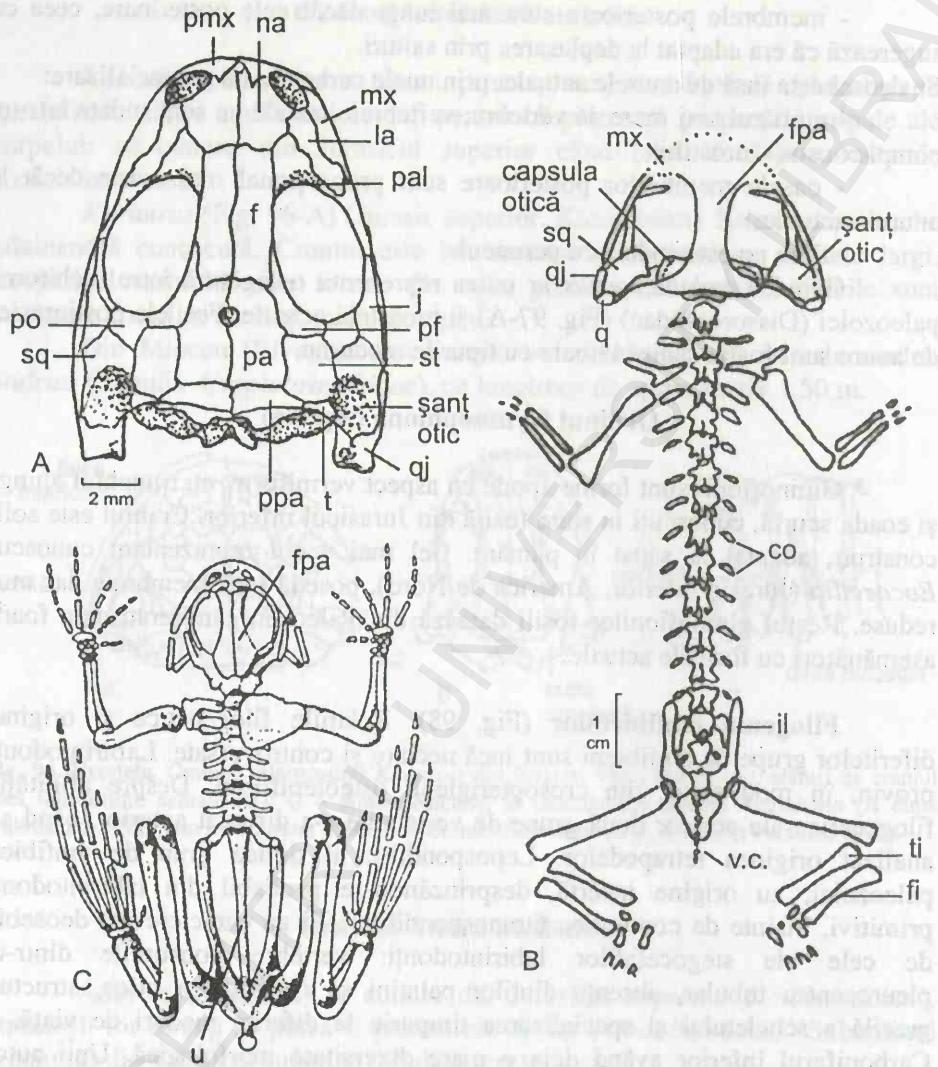


Fig. 97. Lissamphibia (B-C). A – craniul rachitomului dissorophid *Doleserpeton* care ar putea sugera originea anurelor printre stegocefali; B – *Triadobatrachus*, Triasic inferior, alături de genul actual *Rana* (C); (A după Bolt, 1977, R. Carroll, 1988; B din R. Carroll, 1988, modificat; C din E. Hanganu şi colab., 1983;); f – frontal; fi – fibula; fpa – frontoparietal; il – ilion; j – jugal; la – lacrimal; mx – maxilar; na – nazal; mx – maxilar; pa – parietal; pal – palatin; pf – postfrontal; pmx – premaxilar; ppa – postparietal; po – postorbital; q – pătrat; qj – pătratojugal; sq – scvamosal; st – supratemporal; t – tabular; ti – tibie; u – urostil; v. c. – vertebre codale nesudate între ele.

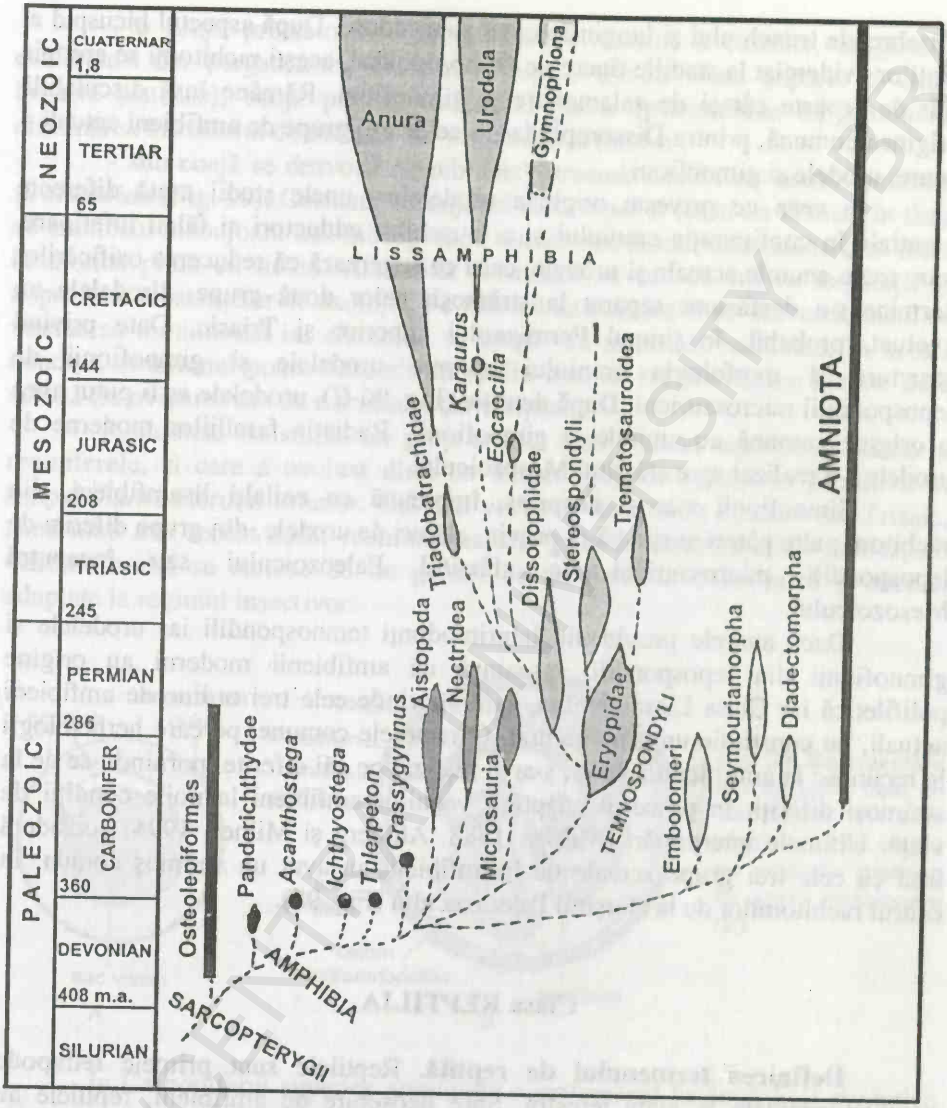


Fig. 98. Filogenia amfibienilor (bazat pe R. Carroll, 1988 şi M. Benton, 2000).

Radiaţia adaptativă a grupelor de amfibieni moderni a început în Mesozoicul inferior. Un posibil strămoş al anurelor este *Triadobatrachus* din Triasicul inferior. *Triadobatrachus* reprezintă o legătură plauzibilă între labirintodonţii paleozoici şi broaşte. Astfel, la rachitomul dissorhofid *Doleserpeton* (Fig. 96-A), şanţurile otice sunt deosebit de largi iar numărul de

vertebre ale trunchiului şi lungimea cozii sunt reduse. După aspectul bicuspid al dinţilor evidenţiat la stadiile tinere de Dissorophidae, aceşti rachitomi se apropie atât de broaşte cât şi de salamandre şi gimnofioni. Rămâne însă discutabilă originea comună, printre Dissorophidae, a celor trei grupe de amfibieni actuali – anure, urodele şi gimnofioni.

În ceea ce priveşte originea urodelelor, unele studii arată diferenţe esenţiale în configuraţia craniului şi a muşchilor adductori ai fălcii inferioare, între toate anurele actuale şi urodele, ceea ce sugerează că reducerea osificărilor dermice s-a desfăşurat separat la strămoşii celor două grupe. Urodelele au evoluat, probabil, în timpul Permianului superior şi Triasic. Date privind structura şi morfologia craniului apropie urodelele şi gimnofionii de lepospondilii microsaurieni. După dentiţie (Fig. 96-C), urodelele ar fi putut avea o origine comună cu anurele şi gimnofionii. Radiaţia familiilor moderne de urodele s-a realizat spre sfârşitul Mesozoicului.

Gimnofionii s-ar fi desprins, împreună cu ceilalţi lisamfibieni, din rachitomi; alte păreri susţin că ei provin, alături de urodele, din grupe diferite de lepospondili microsaurieni, la sfârşitul Paleozoicului sau începutul Mesozoicului.

Dacă anurele provin din labirintodonţi temnospondili iar urodelele şi gimnofionii din lepospondili, înseamnă că amfibienii moderni au origine polifiletică iar Clasa Lissamphibia, care cuprinde cele trei ordine de amfibieni actuali, nu constituie un grup natural. Caracterele comune, pe care herpetologii le recunosc la amfibienii actuali, s-ar fi realizat pe căi diferite, pornindu-se de la strămoşi diferiţi, în procesul adaptării vechilor amfibieni la noile condiţii de viaţă. Ultimele interpretări (Milner, 1988, Ahlberg şi Milner, 1994) consideră însă că cele trei grupe actuale de lisamfibieni au avut un strămoş comun, în cadrul rachitomilor de la sfârşitul Paleozoicului (Fig. 98).

Clasa REPTILIA

Definirea termenului de reptilă. Reptilele sunt primele tetrapode complet adaptate la viaţa terestră. Spre deosebire de amfibieni, reptilele au realizat un mod de reproducere independent de mediul acvatic, care este caracteristic tetrapodelor *amniote*. Oul izolează sub coaja lui o parte din mediul acvatic în care s-au dezvoltat vertebratele primordiale, conţinând suficient lichid şi substanţe nutritive care să permită embrionului dezvoltarea într-un mediu complet uscat.

Oul amniotelor este compus din următoarele elemente:

- o *coajă* protectoare, semipermeabilă, situată la exterior, în general calcaroasă dar pergamentoasă la unele reptile (şerpi, unele şopârle şi unele broaşte ţestoase); coaja permite schimbul gazos (pătrunderea oxigenului şi eliminarea bioxidului de carbon) dar reţine apa la interior;

- sub coajă se dezvoltă membrane extraembrionare: *corionul*, *amniosul* şi *alantoida* (Fig. 99). Corionul înconjoară embrionul şi sacul cu vitelus, în timp ce amniosul înconjoară mai îndeaproape numai embrionul, delimitând o cavitate amniotică plină cu lichid. Alantoida formează un sac cu rol în respiraţie şi depozit al substanţelor de excreţie. Pe măsură ce embrionul se dezvoltă, sacul cu vitelus se diminuează iar alantoida se umple cu materiale reziduale. În aceste condiţii, embrionul poate dobândi un stadiu avansat de dezvoltare înainte de a ecloza (la ovipare) sau de a fi născut (la vivipare).

Amniotele constituie un grup unitar, care include reptilele, păsările şi mamiferele, şi care a evoluat dintr-un singur grup de tetrapode primitive în timpul Carboniferului inferior. Cel mai vechi ou de amniot datează din Triasic, fiind mult mai recent decât vechimea acestui grup de vertebrate. De la sfârşitul Carboniferului se cunosc 25 de genuri de amniote, de talie mică şi medie, adaptate la regimul insectivor.

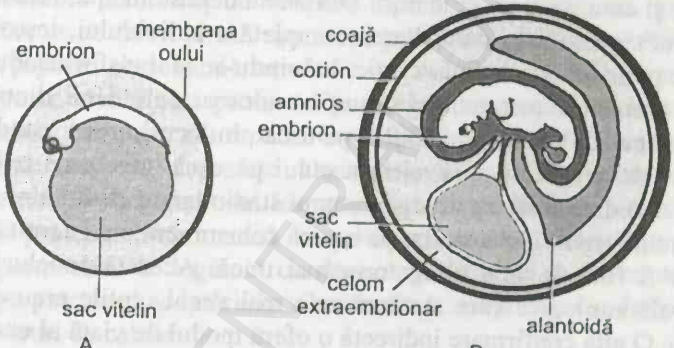


Fig. 99. Reprezentare schematică a unui ou embrionat non-amniotic (A) şi a unui ou amniotic reptilian cu anexe embrionare (B).

În Carboniferul superior amniotele s-au împărţit în două linii evolutive principale: una care a dat naştere mamiferelor şi a doua care reprezintă trunchiul comun al chelonienilor şi al majorităţii grupelor de reptile şi păsărilor.

Reptilele au un singur strămoş dar, sunt considerate un grup *parafiletic* deoarece nu includ toţi descendenţii (păsările şi mamiferele). Amniotele care în mod obişnuit sunt definite ca reptile formează un grup heterogen din punct de vedere filogenetic. În mod obişnuit, se utilizează termenul de *reptile* cu referire la formele actuale de amniote ectoterme (chelonieni, crocodili, lepidosauri), ca şi pentru formele primitive de amniote dar nu se poate defini cu precizie grupul

Reptilia decât numai ca amniote care nu sunt păsări sau mamifere. În contrast cu dovezile fosile ale amfibienilor, amniotele moderne sunt legate de strămoşii lor paleozoici printr-o serie de forme relativ completă.

Originea tetrapodelor amniote. După caracteristicile scheletului, între amfibienii antracosauri progresivi şi primele reptile există o mare asemănare, trăsăturile reptiliene fiind încorporate progresiv în arhitectura scheletului amfibian. Astfel, se cunosc forme intermediare care au fost incluse fie în clasa amfibienilor, fie în clasa reptilelor. Există însă unele caractere scheletice tranşante, care vor fi prezentate mai jos, după care se poate trasa limita dintre cele două clase. Dacă dezvoltarea trăsăturilor reptiliene se poate urmări în timp geologic, graţie scheletelor fosilizate, o deosebire capitală între cele două clase, şi anume apariţia anexelor embrionare la reptile, nu poate fi explicată direct, pe baza unor resturi fosile. Totuşi, observaţii asupra modului de viaţă al unor amfibieni actuali, corelate cu unele date paleontologice, au permis elaborarea unor modele explicative privind originea amniotelor. Pentru început, s-a făcut o legătură între faptul că reptilele depun ouă pe uscat şi evidenţa că primele reptile fosile erau de talie foarte mică. Tetrapodele nonamniote (amfibienii), strămoşii reptilelor, depuneau ouă moi în apă dar o parte din viaţă o puteau petrece pe uscat unde se hrăneau şi erau feriţi de prădători. Din ouăle depuse în apă, relativ mici şi cu vitelus insuficient pentru dezvoltarea completă a individului, ieşeau larve care petreceau o perioadă în mediul acvatic, hrănindu-se şi transformându-se ulterior în adulţi, asemenea metamorfozei amfibienilor actuali. Unii dintre aceşti amfibieni au fost capabili să depună ouăle pe uscat, în locuri umede, unde erau mai bine ascunse de prădători. Dezvoltarea oului pe uscat afectează talia adultului care se dezvoltă din ou fără parcurgerea unui stadiu larvar de hrănire şi creştere. În aceste condiţii, individul rezultat pe seama consumului unei cantităţi limitate de vitelus ar fi fost de talie obligatoriu mai mică. Această concluzie concordă cu datele paleontologice care arată că cele mai vechi reptile erau de talie mică (10-15 cm). O altă confirmare indirectă o oferă modul de viaţă al unor specii de broaşte tropicale şi salamandre actuale. Astfel, printre salamandre, există o strânsă corelaţie între mărimea oului şi cea a adultului în cadrul a trei categorii: cele care depun ouă în apă liniştită; cele care depun ouă în pâraie; cele care depun ouă pe uscat.

O situaţie comparabilă cu cea a amniotelor o prezintă salamandrele de munte (Plethodontidae), care depun ouăle pe uscat iar indivizii eclozaţi seamănă cu adulţii, fiind foarte mici. Ouăle la această familie de salamandre sunt cele mai mari în raport cu talia corpului, comparativ cu mărimea adulţilor la oricare grup de amfibieni. Sacul de vitelus este mare şi conţine suficienţi nutrienţi pentru ca embrionul să se dezvolte complet înainte de eclozare. Absenţa membranelor

extraembrionare este probabil factorul care limitează mărimea oului la toţi amfibienii. Fără capacitatea de schimb a gazelor între aerul atmosferic şi embrion şi de reţinere a apei pentru dezvoltare, nu poate fi atinsă o talie mare. Cel mai mare plethodontid care se dezvoltă direct pe uscat nu trece de 10 cm lungime de la vârful botului până la baza cozii. Dintre reptile, şopârlele de această lungime a corpului depun ouă care sunt asemănătoare ca mărime cu cele ale celor mai mari plethodontide. Prin analogie, se poate argumenta că originea amniotelor a presupus un stadiu în care erau depuse ouă nonamniotice pe uscat iar *dezvoltarea lor era directă.* Înainte de apariţia anexelor embrionare, mărimea adultului ar fi fost restricţionată, aşa cum se observă la salamandrele plethodontide. Astfel, cele mai mari ouă care s-ar putea dezvolta fără suport şi protecţie acvatică ar fi putut conţine suficienţi nutrienţi pentru ca indivizii tineri să se dezvolte pe deplin înainte de a ecloza. Amfibienii foarte mari, precum majoritatea labirintodonţilor, depuneau probabil ouă mici şi aveau o perioadă de dezvoltare larvară în mediul acvatic.

Depunerea ouălor pe uscat şi dezvoltarea directă ar fi fost posibile dacă oul avea posibilitatea de a rezista la deshidratare. La amniotele moderne s-a constatat că alantoida, a cărei cavitate funcţionează ca o vezică urinară embrionară, reţine apa şi absoarbe apa din mediul extern. Soluţiile din urină îi conferă alantoidei un conţinut hipertonic în raport cu apa dulce. Dacă oul este depus pe teren umed, apa trece prin osmoză în alantoidă. La reptilele moderne (şopârle, chelonieni), care au coaja oului permeabilă, conţinutul de apă din ou se poate dubla sau poate creşte chiar mai mult în timpul dezvoltării datorită absorţiei prin alantoidă. O membrană exterioară alantoidei – *corionul* –, împreună cu suprafaţa alantoidei, serveşte la schimbul de gaze. În jurul embrionului, amniosul formează o cavitate plină cu lichid care are rol în nutriţia şi protecţia embrionului. La primele amniote s-a dezvoltat o coajă membranoasă permeabilă în legătură cu dezvoltarea membranelor extraembrionare. Ulterior, pe parcursul adaptării la viaţa terestră, coaja oului se întăreşte prin depunerea de săruri de calciu.

Strămoşii reptilelor depuneau ouă moi pe uscat şi au realizat talii corporale mici, ceea ce concordă cu datele paleontologice. Limitarea taliei adulţilor, care proveneau din ouă depuse pe uscat, a condus la schimbarea părţii posterioare a craniului, şanţurile otice şi membrana otică iniţiale fiind pierdute. La dimensiuni ale adultului de până la 10 cm, cutia craniană, mică, ocupa spaţiul cuprins iniţial de membranele otice, acestea fiind împinse înapoi, în urma capului, fără a mai delimita un spaţiu propriu. Acest fapt a îmbunătăţit modul de articulare a fălcii inferioare la craniu.

Din această analiză rezultă că stadiul individualizării amniotelor se caracterizează prin: adulţi de talie mică, ouă mari depuse pe uscat în care au

început să se dezvolte membrane extraembrionare care ajutau la protecție, nutriție, respirație embrionară în mediul atmosferic, absorbție de apă pentru împiedicarea deshidratării; dezvoltarea directă în ou a determinat schimbarea unor raporturi osoase și constituirea craniului de tip reptilian.

Caracterele, vechimea și relațiile filogenetice ale amniotelor primitive. Cele mai vechi amniote cunoscute sunt *Hylonomus* și *Paleothyris* (Fig. 100) (Ordinul Captorhinida) din Carboniferul mediu și superior al Americii de Nord (un alt posibil amniot, *Westlothiana* din Carboniferul inferior al Scoției, este considerată de unii autori amfibian reptilomorf). Acestea se aseamănă, în ceea ce privește aspectul general al corpului, cu șopârlele primitive.

Primele amniote se deosebesc de amfibienii paleozoici prin îmbunătățirea mecanismului de acționare musculară a fălcilor, fapt care sugerează o adaptare la hrănirea cu mici artropode terestre, ce se diversificaseră mult în Carbonifer. Modelul dispunerii oaselor craniene la primele amniote (Fig. 100) se aseamănă cu cel al micilor anthracosauri (gephyrostegide), cu excepția șanțurilor otice și a osului intertemporal, care lipsesc la reptile (Fig. 101). Oasele postparietal, tabular și supratemporal sunt reduse ca mărime iar extinderea lor este limitată numai la suprafața occipitală. Deoarece partea posterioară a cutiei craniene nu era ferm atașată la bolta cranianã și la cea a obrazului, *stapesul păstra un rol important de suport,* servind la legarea cutiei craniene cu acoperișul craniului. El este un element mare, cu o porțiune plată, extinsă oblic, ventro-lateral, spre osul pătrat; printr-o scurtă apofiză dorsală, stapesul se articula la capsula otică (uneori este prezentă o fereastră ovală). Stapesul este acum prea masiv pentru a face parte dintr-un sistem de transmitere a vibrațiilor sonore. Mult timp s-a presupus că primele amniote aveau un timpan, dar ele nu prezintă șanțuri otice care să susțină o membrană timpanică, iar, pe de altă parte, pentru a acționa un stapes atât de gros, ar fi trebuit să existe un timpan foarte mare. Auzul se realiza prin transmitere osoasă ca la salamandre, gimnofioni sau ca la reptilele actuale lipsite de timpan (șerpi).

În cadrul bolții palatine, cea mai importantă trăsătură la primele amniote este prezența unei îndoituri transversale a pterigoidului, orientată ventral spre interiorul gurii (Fig. 100-D). Această replică osoasă servește, la șopârlele moderne, ca punct de origine a mușchiului *pterygoideus* – unul dintre cei mai mari mușchi închizători ai fălcilor. Orientarea acestui mușchi, dispus aproape în unghi drept față de ceilalți mușchi adductori ai fălcilor (*masseter*), permite exercitarea unei forțe maxime atunci când fălcile sunt larg deschise. În acest fel, mușcătura reptilelor este mai puternică decât cea a amfibienilor.

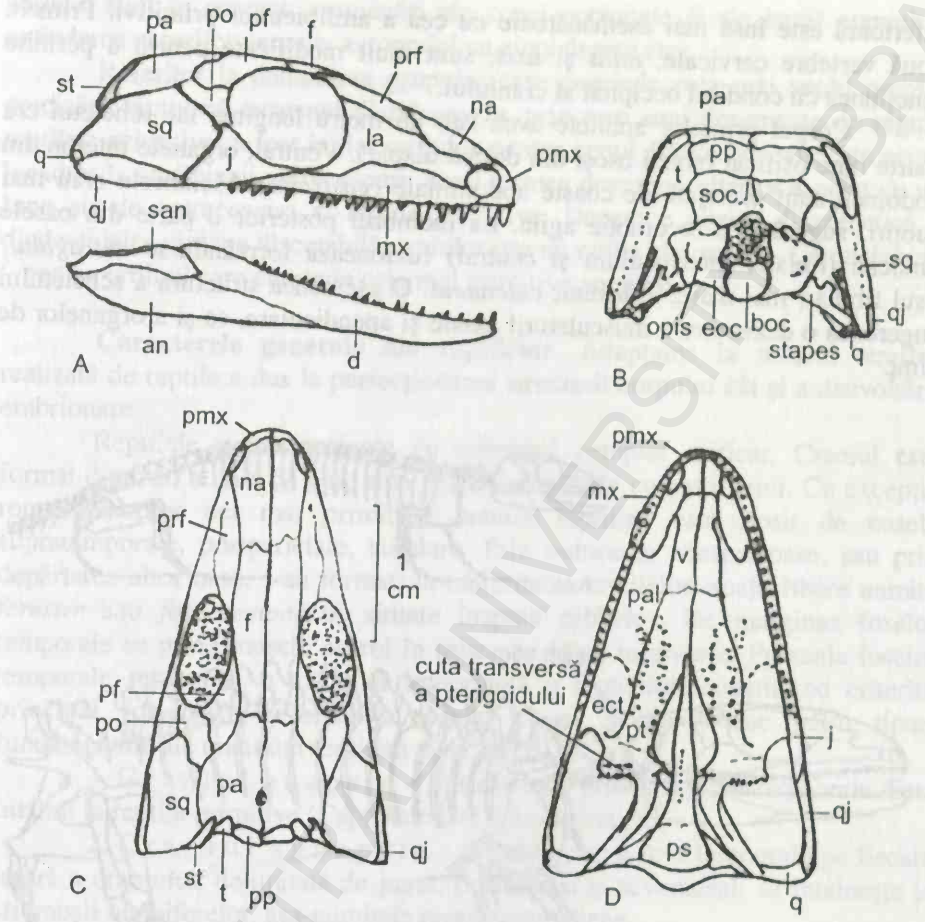


Fig. 100. Craniul amniotelor primitive (*Paleothyris*, Carbonifer superior). A – vedere laterală; B – vedere occipitală; dorsală; C – vedere dorsală; D – vedere palatină (A după R. Carroll, 1969; B-D modificat după A. S. Romer şi Price, 1940, din R. Carroll, 1988); boc – bazioccipital; ect – ectopterigoid; eoc – exoccipital; f – frontal; j – jugal; mx – maxilar; na – nazal; opis – opistotic; pa – parietal; pal – palatin; pf – postfrontal; pmx – premaxilar; po – postorbital; pp – postparietal; prf – prefrontal; ps – parasfenoid; pt – pterigoid (cu cuta sa transversă de care se prinde muşchiul *pterygoideus*); q – pătrat; qj – pătratojugal; soc – supraoccipital; sq – scvamosal; st – supratemporal; stapes – stapes (columela); t – tabular; v – vomer.

Spre deosebire de labirinthodonţi, palatul amniotelor primitive nu avea dinţi mari. La primele amniote componentele palato-pătratului, care aveau încă dimensiuni mari la amfibienii primitivi, se reduc la un epipterigoid relativ mic şi la osul pătrat. La pătrat se articulează osul articular al fălcii inferioare. Falca

inferioară este însă mai asemănătoare cu cea a amfibienilor primitivi. Primele două vertebre cervicale, *atlas* şi *axis*, sunt mult modificate pentru a permite joncţiunea cu condilul occipital al craniului.

Corpul primelor amniote avea sub un metru lungime iar scheletul era foarte bine osificat (solzii osoşi din dermă dispar). Ventral, organele interne din abdomen sunt protejate de coaste abdominale (*gastralia*). Membrele erau mai subţiri, sugerând o locomoţie agilă. La membrul posterior o parte din oasele tarsiene (tibiale, intermedium şi central) fuzionează formându-se *astragalul;* osul fibular, mai mare, a devenit *calcaneul.* O asemenea structură a scheletului sugerează o dezvotare a musculaturii axiale şi apendiculare, ca şi a organelor de simţ.

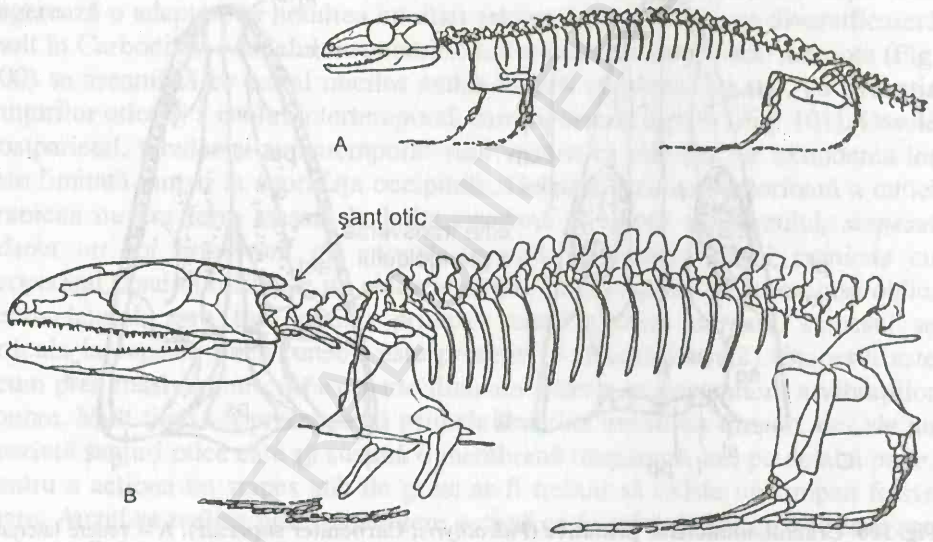


Fig. 101. Asemănarea dintre primele amniote şi amfibienii antracosauri tereştri: A – *Paleothyris* – amniot primitiv; B – *Gephyrostegus* – stegocefal antracosaur; ambele genuri sunt din Carboniferul superior; la amniote şanţurile otice lipsesc (după D. Norman, 1994).

Toate aceste trăsături indică un mod de viaţă complet terestru al primelor amniote. În aceste condiţii, se presupune că fertilizarea era internă (organul copulator probabil lipsea încă). Ouăle erau depuse pe uscat iar embrionul dezvolta membrane anexe cu rol în protecţie, hrănire şi respiraţie.

Dintre amfibienii paleozoici, numai antracosaurii prezintă caractere comune esenţiele cu cele ale primelor amniote. Aceste caractere se referă la dominanţa pleurocentrumului în alcătuirea vertebrei, la faptul că oasele tabular şi

parietal sunt în contact, asemănări ale zonei occipitale şi ale bazei craniului, extinderea arcurilor neurale, autopodul cu cinci degete etc.

Referitor la denumirea grupului care cuprinde cele mai vechi reptile, precizăm faptul că termenul *Cotylosauria,* prin care sunt desemnate de regulă reptilele primitive, a fost iniţial introdus pentru genul *Diadectes* care este acum încadrat la amfibienii antracosauri, acest termen devenind ulterior asociat cu un lung şir de antracosauri şi reptile primitive. Deoarece poziţia filogenetică a diadectidelor rămâne discutabilă, se foloseşte un nume alternativ – *Captorhinida* – pentru ordinul care cuprinde cele mai primitive amniote.

Caracterele generale ale reptilelor. Adaptarea la mediul terestru realizată de reptile a dus la perfecţionarea structurii corpului cât şi a dezvoltării embrionare.

Reptilele sunt vertebrate cu scheletul complet osificat. Craniul este format dintr-un număr de oase mai redus comparativ cu amfibienii. Cu excepţia reprezentanţilor cei mai primitivi, craniul reptilian este lipsit de oasele supratemporale, postparietale, tabulare. Prin reducerea acestor oase, sau prin depărtarea altor oase, s-au format, la majoritatea reptilelor, spaţii libere numite *ferestre* sau *fose temporale*, situate înapoia orbitelor. De marginea foselor temporale se prind muşchi cu rol în mişcarea fălcii inferioare. Prezenţa foselor temporale reprezintă o trăsătură importantă a reptilelor, constituind criteriul principal folosit în sistematica acestei clase. Se deosebesc patru tipuri fundamentale ale craniului reptilian (Fig. 102):

1. C r a n i u l a n a p s i d – lipsit în mod primar de fose temporale. Este întâlnit la reptile primitive (Captorhinida) şi la chelonieni.

2. C r a n i u l s y n a p s i d – prezintă câte o fosă temporală pe fiecare latură a craniului, delimitată de jugal, postorbital şi scvamosal; se întâlneşte la strămoşii mamiferelor, aşa-numitele reptile mamaliene.

3. C r a n i u l d i a p s i d – prezintă câte două fose temporale pe fiecare latură a craniului: o fosă este situată ventral faţă de postorbital (ca la sinapside), cealaltă fiind situată dorsal faţă de postorbital şi scvamosal şi lateral faţă de parietal. Aceste fose delimitează, pe fiecare latură a craniului, două arcuri: un arc superior, format pe seama postorbitalului şi scvamosalului, şi un arc inferior, format pe seama jugalului şi pătrato-jugalului. Acest tip de craniu se întâlneşte la archosauri (tecodonte, crocodilieni, pterosauri, dinosauri), fiind moştenit şi de păsări. La lepidosauri, se găseşte o variantă a acestui tip de craniu; astfel, la şopârle, fosa inferioară se deschide complet prin dispariţia pătrato-jugalului iar la şerpi, fosele de pe fiecare latură, se contopesc între ele şi cu orbitele rezultând o fosă unică deschisă ventral.

4. Craniul euryapsid prezintă câte o fosă temporală pe fiecare latură a craniului, dar într-o poziție superioară, venind în contact cu parietalul și pierzând contactul cu jugalul. Acest tip de craniu ar proveni direct din craniul anapsid sau din cel diapsid prin dispariția arcului temporal inferior. Se întâlnește la unele grupe de reptile marine mesozoice (placodonte, nothosauri, plesiosauri și ichthyosauri).

În lucrări mai vechi se vorbește și de craniul de tip „parapsid", atribuit ichthyosaurilor. Acest tip de craniu este acum identificat cu cel euryapsid. În ambele cazuri există o fosă temporală situată superior, care ar corespunde cu fosa superioară a craniului diapsid. Deosebirea principală ar consta în faptul că la craniul euryapsid această fosă vine în contact, la partea ei inferioară, cu scvamosalul, în timp ce la tipul „parapsid" cu supratemporalul (situat deasupra scvamosalului), pierzând legătura cu scvamosalul. Gilmore (1905) reconstituie craniul unui ichthyosaur (*Ophthalmosaurus*) figurând osul supratemporal ca fiind prezent, dar, în lucrări mai noi (Carroll, 1988 după Andrews, 1910), craniul aceluiași gen este înfățișat ca fiind lipsit de supratemporal, fosa fiind limitată inferior de scvamosal (Fig 158). În aceste condiții s-a conchis că toate formele care prezintă o fosă temporală superioară cu poziție corespunzătoare fosei superioare a craniului diapsid aparțin unui singur tip de craniu, celui euryapsid.

Apariția acestor fose temporale este explicată, de obicei, prin dezvoltarea musculaturii adductoare a fălcilor, dar mărimea lor considerabilă este posibil să fie determinată și de alți factori cum ar fi localizarea diferențiată a stresului mecanic în craniu și delimitarea unor spații de inserție musculară.

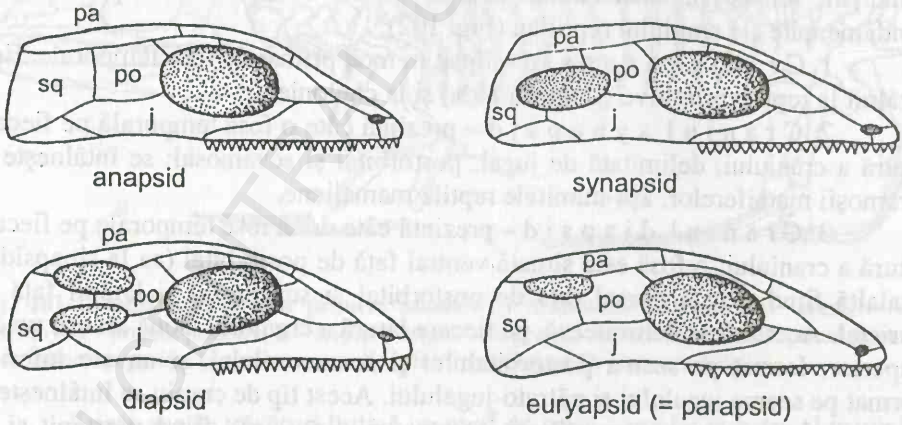


Fig. 102. Tipurile fundamentale de craniu la reptile (după M. Benton, 2000); j – jugal; pa – parietal; po – postorbital; sq – scvamosal.

În jurul orbitei se dezvoltă, foarte frecvent, un *inel sclerotical* format din plăcuțe osoase.

În cadrul *urechii medii,* stapesul (columela) transmite vibrațiile membranei timpanice la membrana ferestrei ovale a urechii interne. La reptile nu s-a moștenit de la stegocefali deschiderea otică cu membrana timpanică, primele reptile fiind lipsite de șanțuri otice; deschiderea urechii medii, precum și membrana timpanică *sunt nou formate* la reptile (Fig. 103).

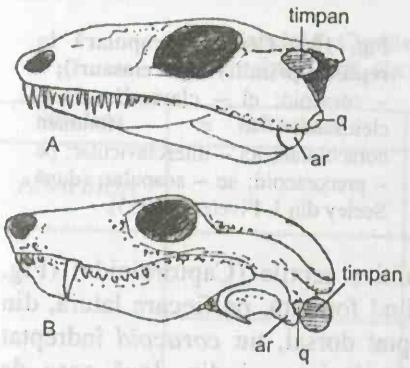


Fig. 103. Localizarea membranei timpanice la amfibienii primitivi (A) și la primele amniote (B). La primii amfibieni membrana timpanică se află la nivelul unui șanț otic situat pe partea dorso-laterală a craniului, în aceeași poziție pe care o ocupă spiraculul de la pești; la amniote, care sunt lipsite de șanțuri otice, membrana timpanică s-a deplasat mult posterior iar la mamifere este închisă într-o nouă formațiune – bula auditivă (după A. S. Romer, 1959).

O perfecționare a structurii craniului crocodilienilor și a unor reptile sinapside constă în formarea unei *bolte palatine* (cerul gurii) care separă conductele nazale de cavitatea bucală.

Articularea fălcii inferioare la neurocraniu, realizată prin intermediul osului pătrat, este îmbunătățită prin orientarea verticală a acestui os (la amfibieni pătratul are o poziție orizontală).

Dinții pot fi concrescuți cu oasele maxilare (acrodonți), la reptilele primitive, fie se dezvoltă în șanțuri comune (pleurodonți) fie sunt fixați, fiecare, în câte o alveolă (tecodonți), la formele mai evoluate. La majoritatea reptilelor, dinții sunt conici, asemănători între ei, doar la reptilele mamaliene (Therapsida) realizându-se o diferențiere morfologică a lor.

Craniul se articulează la coloana vertebrală printr-un singur condil occipital. Vertebrele sunt mai solid construite prin reducerea puternică a intercentrelor, ce susțin doar arcurile hemale, și dezvoltarea pleurocentrelor care s-au sudat cu arcurile neurale.

Coloana vertebrală, în general complet osificată, este alcătuită din vertebre de tip amficelic, procelic, opistocelic sau chiar platicelic la formele evoluate. Ea se diferențiază în cinci regiuni (cervicală, toracală, lombară, sacrală și codală) iar primele două vertebre cervicale sunt reprezentate de atlas și axis care asigură o mai bună mobilitate capului. Toate vertebrele poartă coaste în afară de vertebrele codale și de primele două vertebre cervicale (atlas și axis).

Vertebrele sacrale se sudează alcătuind osul sacrum de care se prinde centura pelviană.

La reptile se dezvoltă o cuşcă toracică delimitată de stern şi coastele regiunii toracale, care protejează inima şi plămânii. Centurile şi membrele sunt mai rezistente decât cele ale amfibienilor, aparatul locomotor şi musculatura având o dezvoltare mai mare comparativ cu amfibienii.

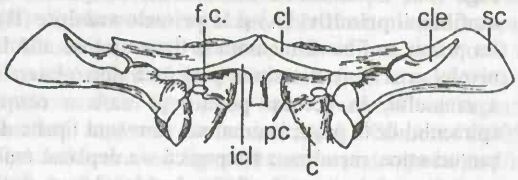


Fig. 104. Centura scapulară la reptilele primitive (pareiasauri); c – coracoid; cl – claviculă; cle – cleithrum; f. c. – foramen coracoidian; icl – interclavicular; pc – precoracoid; sc – scapular; (după Seeley din J. Piveteau, 1955).

Centura scapulară a celor mai primitive reptile (Captorhinida) (Fig. 104) se aseamănă cu cea de la stegocefali, fiind formată, pe fiecare latură, din câte trei oase de cartilaj: un *scapular* îndreptat dorsal, un *coracoid* îndreptat ventral şi înapoi şi un *precoracoid* îndreptat înainte, şi din două oase de membrană ventrale – un *cleitru* redus şi o *claviculă*. Între cele două clavicule se găseşte un os nepereche – *interclavicularul*. Scapularul şi coracoidul delimitează *cavitatea glenoidă* unde se articulează humerusul. Plecând de la această alcătuire primitivă, centura scapulară a suferit diferite transformări în cadrul diferitelor grupe de reptile.

Centura pelviană este alcătuită din trei oase perechi: un *ilion* situat dorsal, un *ischion* situat ventral şi îndreptat posterior, şi un *pubis* situat ventral şi îndreptat anterior. La locul de articulare al acestora se găseşte *cavitatea cotiloidă* în care se articulează femurul. Extremitatea dorsală a ilionului se articulează cu apofizele transverse ale vertebrelor sacrale iar cele două oase ischion şi pubis se articulează reciproc la partea ventrală.

Membrele au o structură variabilă în funcţie de mediul de viaţă dar la formele terestre se constată verticalizarea progresivă a stilopodului.

Adaptarea la mediul terestru s-a concretizat în perfecţionări ale structurii şi funcţiei tuturor organelor interne. Tegumentul prezintă un strat cornos epidermic şi este întărit cu solzi sau plăci osoase dermice care protejează corpul în mediul uscat. Respiraţia este exclusiv pulmonară.

La reptile fecundaţia este exclusiv internă iar ouăle, prevăzute cu o coajă protectoare, sunt depuse întodeauna pe uscat sau reţinute în corpul matern în perioada dezvoltării embrionare. Dezvoltarea directă, fără stadii larvare şi protecţia embrionului cu mai multe membrane care să conserve un mediu umed necesar funcţiilor vitale, constituie, de asemenea, adaptări esenţiale la viaţa în mediul uscat şi respiraţia aeriană. Reptilele sunt primele amniote, primele

vertebrate complet adaptate la viaţa terestră, şi prin aceasta constituie un nivel superior de evoluţie al tetrapodelor care va fi perfecţionat o dată cu desprinderea păsărilor şi mamiferelor din cadrul lor.

Clasificarea reptilelor. Reptilele se împart în trei subclase: Anapsida, Diapsida şi Synapsida.

Tabelul 8. Clasificarea reptilelor (Clasa Reptilia)
(bazat pe R. Carroll, 1988 şi M. Benton, 2000)

Subclasa	Infraclasa	Diviziunea	Supraordinul	Ordinul
ANAPSIDA				Captorhinida
				Chelonia
				Mesosauria
DIAPSIDA				Araeoscelida
				Thallatosauria
				Choristodera
	Archosauromorpha			Protorosauria
				Rhynchosauria
				Trilophosauria
		Archosauria		Thecodontia
				Crocodylia
				Pterosauria
			Dinosauria	Saurischia
				Ornithischia
	Lepidosauromorpha			Eosuchia
			Lepidosauria	Sphenodontia
				Squamata
		Euryapsida		Placodontia
			Sauropterygia	Nothosauria
				Plesiosauria
		Ichthyopterygia		Ichthyosauria
SYNAPSIDA				Pelycosauria
				Therapsida

Întrucât cele mai numeroase şi diverse grupe de reptile sunt cunoscute numai din stare fosilă, criteriile care stau la baza clasificării lor au ca obiect structura scheletului intern sau extern: tipul de craniu, modul de articulare a fălcii inferioare prin intermediul osului pătrat, structura internă a urechii, structurile dure ale tegumentului. A. S. Romer (1966) împarte reptilele în şase subclase: Anapsida, Ichthyopterygia, Euryapsida, Archosauria, Lepidosauria şi Synapsida. Deoarece de la data acestei clasificări s-au făcut numeroase descoperiri de fosile care, pe de o parte, au condus la înfiinţarea de noi taxoni, iar pe de altă parte, la revizuirea tipurilor cunoscute, sistematica reptilelor a suferit modificările corespunzătoare. De asemenea, în această perioadă s-au făcut progrese imense în metodologia de stabilire a relaţiilor filogenetice. Clasificarea prezentată în această lucrare reprezintă o sinteză a unor puncte de vedere mai noi (Carroll, 1988, Benton, 2000), cu unele simplificări şi modificări (Tab. 8). Numărul subclaselor de reptile a scăzut la trei,

faţă de sistemul propus de Romer în 1966, avându-se în vedere că primele amniote s-au despărţit, în ordine cronologică, în trei mari grupări evolutive: Anapsida, Synapsida şi Diapsida (anapsidele şi diapsidele fiind grupuri soră iar sinapsidele grup aparte). Precizăm însă faptul că nu există certitudinea că toate euryapsidele provin din diapside (aşa cum prezintă clasificarea adoptată), fiind posibil ca unele, precum ichthyosaurii, să provină din anapside. O poziţie sistematică discutabilă mai prezintă, dintre grupele mai importante, Mesosauria şi Placodontia. Insuficienţa informaţiilor sau prezenţa acestora în măsură foarte inegală nu a permis introducerea de taxoni echivalenţi în toate cazurile. Astfel, nu toate ordinele au desemnat un supraordin sau o infraclasă etc.

Subclasa Anapsida

Sunt reptile cu craniu de tip anapsid care cuprind trei ordine: Captorhinida, Chelonia şi Mesosauria.

Poziţia ordinului Mesosauria rămâne problematică, analiza cladistică plasându-l între anapside şi sinapside.

Ordinul Captorhinida

Cuprinde reptile ancestrale, cu corp masiv, picioare scurte (Fig. 105-A1) şi talii cuprinse între 30 cm şi 3 m. Formele primitive prezintă numeroase asemănări cu anthracosaurii seymourioamorfi: prezenţa oaselor supratemporale, a orificiului pineal, un singur condil occipital, vertebre amficelice, stilopod cu poziţie orizontală, osul pătrat cu poziţie orizontală etc. Captorhinidele reprezintă cele mai primitive amniote şi se cunosc din intervalul Carbonifer mediu-Permian.

Clasificarea captorhinidelor. Se cunosc 11 familii de captorhinide care au fost grupate în patru subordine: Captorhinomorpha, Procolophonia, Pareiasauroidea şi Millerosauroidea. Primul subordin, Captorhinomorpha, care include şi cele mai vechi şi primitive amniote, se înscrie pe direcţia de evoluţie spre Diapsida. Celelalte trei subordine, Procolophonia, Pareiasauroidea şi Millerosauroidea, formează o linie de evoluţie separată care se continuă cu Chelonia.

Subordinul Captorhinomorpha. Cuprinde cele mai primitive amniote (în total cinci familii), mai imporatante fiind familiile Protorothyrididae şi Captorhinidae.

Familia Protorothyrididae (Carbonifer superior, Permian superior, America de Nord şi Europa), cu genurile *Hylonomus* şi *Paleothyris* (Fig. 100), reprezintă stocul ancestral, puţin specializat al anapsidelor.

Familia Captorhinidae grupează mai multe genuri de amniote mici, de până la 40 cm lungime, dar cu craniul relativ mare şi lărgit posterior. Caracterul

cel mai distinctiv îl reprezintă dentiția: dinți cuneiformi dispuși în șiruri ordonate diagonal pe lărgimea maxilarului (Fig. 105-A2). Se cunosc din Permian inferior (America de Nord) și Permian superior (Africa, China).

Labidosaurus (Fig. 105-B) (Permian inferior). Are aspect de șopârlă, cu craniul relativ mare, lipsit de osul supratemporal. Un caracter particular îl constituie dezvoltarea dinților anteriori sub formă de cârlige.

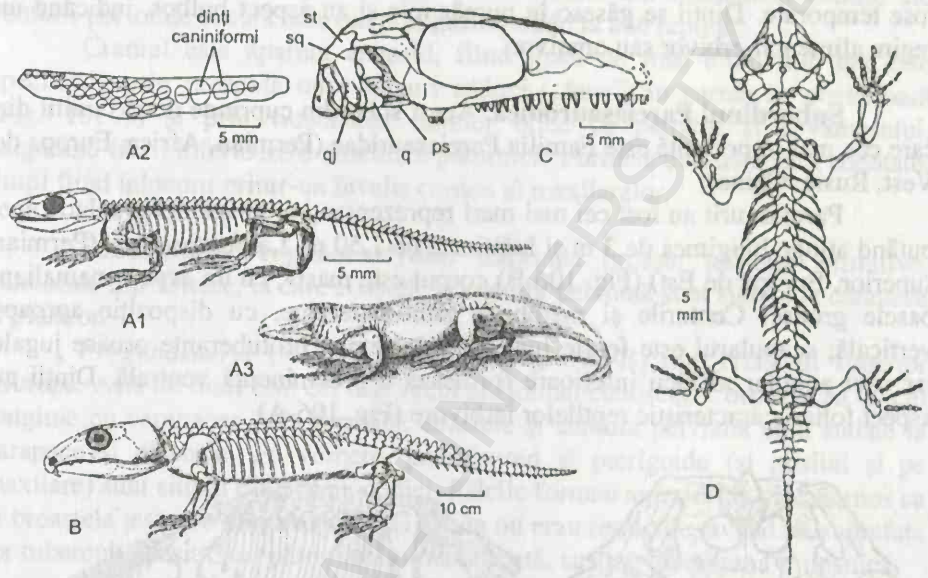


Fig. 105. Captorhinidae. A1 – *Captorhinus*, Permian inferior, scheletul; A2 – reconstituirea corpului (A2); A3 – maxilarul cu dinții dispuși în șiruri; B – *Labidosaurus hamatus*, Permian; **Millerettidae.** C – *Millerosaurus*, Permian superior, craniul în vedere laterală; **Procolophonidae.** D – *Procolophon*, Triasic, scheletul (A1-A2 după Fox și Bowman, 1966, din Haubold, 1984; B după Williston, din J. Piveteau, 1955; C după R. Carroll, 1988; D după Colbert și Kitching, 1975, în R. Carroll, 1988); j – jugal; q – pătrat; qj – pătrato-jugal; ps – parasfenoid; sq – scvamosal; st – supratemporal.

Subordinul Millerosauroidea. Cuprinde o singură familie, Millerettidae (Permian superior, Africa de Sud). Acestea aveau corp de talie mică, cu craniu relativ mic și care conservă unele caractere primitive: postparietale, tabulare și supratemporale mari. Un caracter de specializare îl reprezintă prezența unei ferestre temporale deschisă inferior, conferind craniului un aspect lacertilian (Fig. 105-C).

Millerosaurus (Permian superior, Africa de Sud). Era un insectivor cu craniul de 5 cm, asemănător cu o șopârlă (Fig. 105-C).

Subordinul Procolophonoidea. Cuprinde trei familii din care mai importantă este Familia Procolophonidae. Procolophonidele au apărut în Permianul superior şi au trăit circa 50 milioane ani, până la sfârşitul Triasicului.

Procolophon (Fig. 105-D) (Triasic inferior, Africa de Sud, Antarctica), de 30-40 cm lungime, se distinge prin craniul ralativ lat, cu orbite mari. Pătratojugalul se extinde lateral sub forma unui corn. Orbitele au marginile posterioare adâncite, formând un spaţiu de prindere a musculaturii fălcilor echivalent unor fose temporale. Dinţii se găsesc în număr mic şi au aspect bulbos, indicând un regim alimentar erbivor sau omnivor.

Subordinul Pareiasauroidea. Acest sobordin cuprinde două familii din care cea mai importantă este Familia Pareiasauridae (Permian, Africa, Europa de Vest, Rusia, China).

Pareiasaurii au fost cei mai mari reprezentanţi ai anapsidelor paleozoice, putând atinge lungimea de 3 m şi înălţimea de 1,50 m. La *Scutosaurus* (Permian superior, Europa de Est) (Fig. 106-B) corpul este masiv, cu un aspect mamalian, oasele groase. Centurile şi membrele sunt puternice, cu dispoziţie aproape verticală; scapularul este foarte lung. Craniul emite protuberanţe osoase jugale iar osul angular al făcii inferioare formează o proeminenţă ventrală. Dinţii au aspect foliar, caracteristic reptilelor ierbivore (Fig. 106-A).

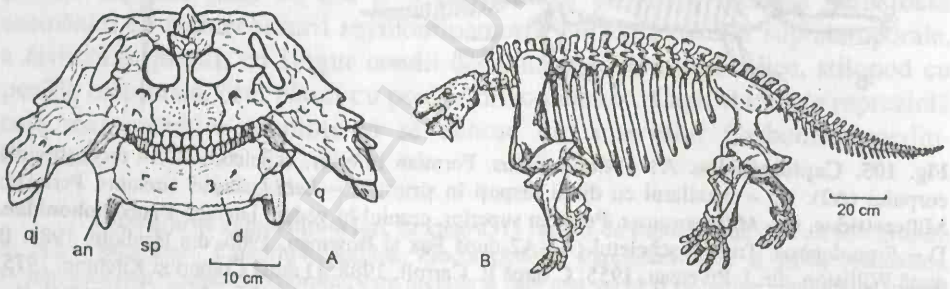


Fig. 106. Pareiasauridae. ***Scutosaurus karpinskyi*** **(Permian superior).** A – craniul în vedere anterioară; B – scheletul (A după Kuhn, 1969, din R. Carroll, 1988; B după W. K. Gregory, din J. Piveteau, 1955); an – angular; d – dentar; q – pătrat; qj – pătratojugal; sp – splenial.

Ordinul Chelonia (Testudinata)

Cuprinde broaştele ţestoase, care se deosebesc de celelalte reptile prin faptul că sunt prevăzute cu un exoschelet format din două părţi distincte: o

carapace dorsală, în formă de dom, şi un plastron ventral, plat, legate prin părţile lor laterale.

Carapacea este alcătuită din şiruri paralele de plăci osoase dermice care sunt acoperite cu scuturi cornoase de forme regulate şi cu dispoziţie diferită de cea a plăcilor. Plastronul este format dintr-un număr mai mic de plăci, mai largi şi dispuse în perechi. Plăcile principale ale carapacei sunt ataşate la vertebre şi coaste în timp ce plăcile plastronului sunt formate din elementele extinse ale centurii pectorale şi sunt echivalentul gastraliei de la alte reptile.

Craniul este aparent anapsid, fiind lipsit de fose temporale dar este specializat prin prezenţa unor scizuri adânci („fose") în partea sa posterioară (Fig. 107-A) şi prin fuzionarea oaselor otice cu pătratul şi scvamosalul, asigurând fălcii inferioare o articulare puternică. Formele evoluate sunt edentate, dinţii fiind înlocuiţi printr-un înveliş cornos al maxilarelor.

Subordinul Proganochelydia. Cuprinde broaşte ţestoase primitive, cunoscute din Triasic, la care coastele şi centura pelviană sunt sudate la carapece şi plastron.

Proganochelys (= *Triassochelys*) (Fig. 107-B) din Triasicul superior (Europa, Asia de Sud) este cel mai vechi chelonian cunoscut. Corpul avea 65 cm lungime cu carapacea deja formată; coastele şi centura pelviană erau sudate la carapace şi plastron. Pe vomere, parasfenoid şi pterigoide (şi posibil şi pe maxilare) sunt situaţi dinţi mici, conici. Fălcile formau anterior un cioc cornos ca la broaştele ţestoase actuale. Gâtul şi coada nu erau retractile, având pe suprafaţa lor tuberculi osoşi. Osul pătrat, de formă curbată, susţine membrana timpanică.

Chelonienii edentaţi apar în Jurasic. Formele actuale, alături de unele fosile, sunt grupate în două subordine: Pleurodira şi Cryptodira.

Subordinul Pleurodira cuprinde chelonieni în totalitate acvatici, la care oasele bazinului sunt sudate atât la carapace cât şi la plastron iar gâtul este retras, curbându-se lateral; capul nu este retractil sub carapace. Se cunosc din Triasicul superior (*Proterochersis*, Germania) dar se diversifică după Jurasicul superior.

Subordinul Cryptodira se caracterizează prin faptul că centura pelviană nu este sudată cu carapacea şi plastronul iar capul este retras sub carapace prin îndoirea verticală a gâtului. Se cunosc din Jurasicul inferior (*Kayentachelys*, America de Nord) şi până în prezent. În Cretacic criptodirele se adaptează la viaţa marină şi ating dimensiuni mari.

Genul *Archaelon* (Fig. 107-C) din Cretacicul superior (America de Nord) avea 3,70 m lungime şi, ca adaptare la plutire, carapacea şi plastronul sunt formate din bare osoase care delimitează spaţii libere pentru uşurarea corpului.

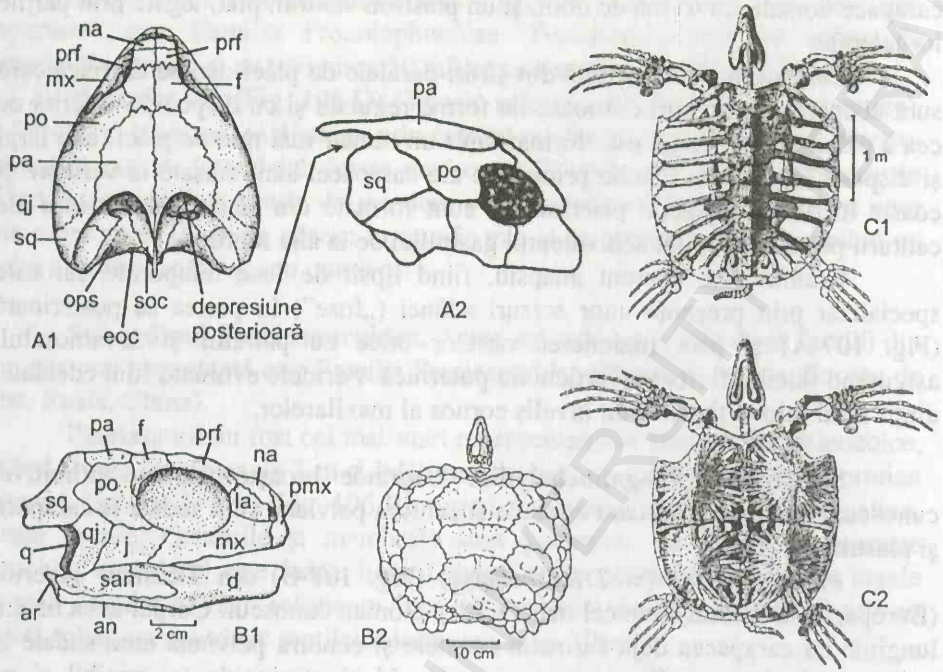


Fig. 107. Chelonia. A – craniu de clelonian cu „fosele" posterioare în care sunt localizați mușchii deschizători ai fălcilor (*depressor mandibulae*) și mușchii închizători ai fălcilor (*adductor mandibulae*) (*Pleisochelys*, Jurasic superior: A1 – dorsal; A2 – lateral); B – *Proganochelys*, Triasic superior: B1 – craniul; B2 – carapacea văzută dorsal; C – *Archaelon ischyros*, Cretacic superior: C1 – vedere dorsală; C2 – vedere ventrală (A și B după R. Carroll, din K. V. Kardong, 1998; C din J. Piveteau, 1955); an – angular; ar – articular; d – dentar; f – frontal; j – jugal; la – lacrimal; mx – maxilar; na – nazal; pa – parietal; po – postorbital, prf – prefrontal; pmx – premaxilar; q – pătrat; qj – pătratojugal; san – supraangular; sq – scvamosal.

Formele primitive de cryptodire și de pleurodire nu-și puteau retrage însă gâtul. Chelonienii care au vertebrele gâtului specializate pentru retracție nu sunt cunoscuți mai înainte de Cretacic dar diferențierile prezentate în structura craniului și a carapacei sugerează că linia criptodirelor și cea a pleurodirelor este posibil să se fi desprins încă din Triasicul superior (carapacea pleurodirelor) și Jurasicul superior (craniul criptodirelor). Capsulele otice ale chelonienilor apăruți după proganochelyde sunt mari iar mușchii adductori ai fălcilor se dispun peste capsula otică trecând peste o structură de tip scripete – *procesul trochlear.* La criptodire procesele trochleare sunt formate în partea anterioară a capsulei otice, pe când la pleurodire, acestea sunt formate printr-un proces lateral al pterigoidului (Fig. 108). La pleurodire centura pelviană este ferm fuzionată la

carapace şi plastron. La criptodire există o sutură care marchează ataşamentul carapacei la centură.

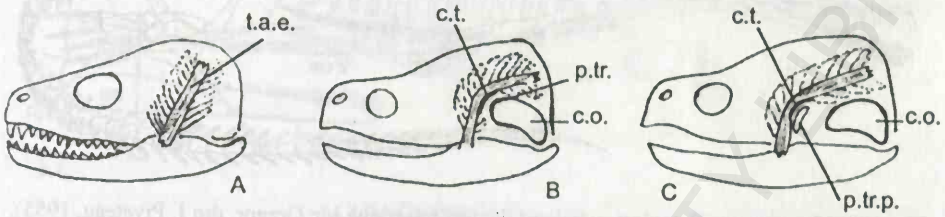


Fig. 108. Evoluţia camerei otice la anapside. A – condiţia anapsidelor primitive păstrată şi la primii chelonieni precum *Proganochelys*; B şi C – condiţia cheloniană. B – la Cryptodira la care muşchiul adductor al mandibulei tractează ca un scripete peste suprafaţa camerei otice; C – la Pleurodira la care musculatura fălcilor tractează peste suprafaţa pterigoidului (bazat pe Gaffney, 1975, din R. Carroll, 1988); c. o. – camera otică; c. t. – cartilajul *transiliensis*; p. tr. – procesul trochlear al camerei otice; p. tr. p. – procesul trochlear al pterigoidului ; t. a. e. – tendonul adductor extern.

Originea chelonienilor nu este clarificată. Nu se ştie încă din ce grup de anapside provin dar studii recente arată că se înrudesc mai strâns cu pareiasaurii şi procolophonidele din Permian şi Triasic (Fig. 174).

O fosilă incertă – *Eunotosaurus* –, care datează din Permianul superior, era considerată până de curând un posibil strămoş al chelonienilor. Aceasta nu prezintă urme de exoschelet, are coastele lăţite ca la chelonieni, dar descoperirea ulterioară a craniului nu a indicat vreo asemănare cu chelonienii, ci cu anapsidele din Ordinul Captorhinida, unde este în prezent clasificat.

Ordinul Mesosauria

Cuprinde primele reptile adaptate la viaţa acvatică cunoscute. Genul cel mai bine cunoscut este *Mesosaurus* din Permian (Fig. 109). Acesta se asemăna cu un mic crocodil, având o lungime de aproape 1 m, din care jumătate revenea cozii. Maxilarele sunt alungite şi prevăzute cu numeroşi dinţi lungi, subţiri şi foarte deşi, ca o perie, pentru reţinerea animalelor mici. Vertebrele sunt puternic concave la extremităţi, cu arcuri neurale groase. Coastele sunt îngroşate şi mai bine osificate la interior, fenomen, numit *pachiostoză* care ajuta la creşterea greutăţii corpului şi scufundarea în apă cu mai puţin efort muscular. Centurile aveau o structură similară cu cea a reptilelor acvatice, cu scapularul scurt şi larg, pelvisul slab osificat. Membrele, în schimb, erau puţin modificate în vederea înotului; probabil exista o membrană interdigitală. Coada, comprimată lateral, avea un rol important în timpul înotului.

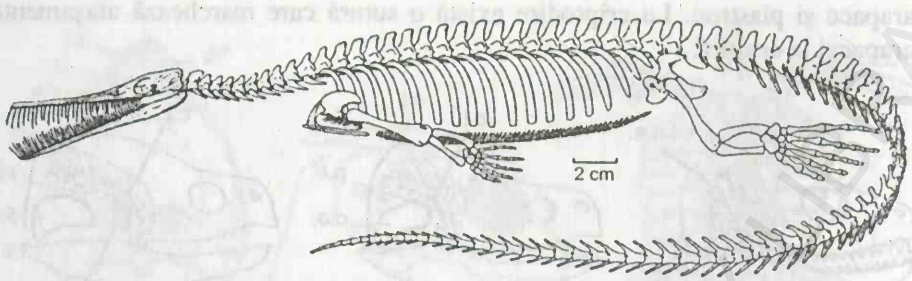


Fig. 109. ***Mesosaurus*****, Permian;** scheletul reconstituit (după Mc Gregor, din J. Piveteau, 1955).

Mesosaurus a fost descoperit în sedimente lacustre de pe țărmurile atlantice corespunzătoare ale Africii şi Americii de Sud, reprezentând un argument paleontologic al teoriei derivei continentelor.

Poziția sistematică a mesosaurilor este incertă. De cele mai multe ori, aceştia sunt incluşi printre anapside deoarece scheletul conservă trăsături ale captorhinomorfelor primitive dar unii autori îi alătură lepidosaurilor primitivi sau chiar sinapsidelor.

Subclasa Diapsida

Cuprinde o ramură foarte importantă a reptilelor la care craniul, în mod primitiv, prezintă câte două fose temporale pe fiecare latură. Această structură se conservă numai la unele grupe, la altele arcurile temporale putându-se reduce treptat.

Diapside primitive. Cel mai vechi diapsid cunoscut este *Petrolacosaurus* (Fig. 110-A) din Carboniferul superior al Americii de Nord. Acesta are aspectul unei şopârle şi lungimea de 20 cm, până la baza cozii. Scheletul, în multe privințe, se aseamănă cu cel al captorhinomorfelor primitive, dar corpul este mai suplu, membrele fiind proporțional mai lungi. La nivelul craniului se păstrează oasele supratemporal, postparietal şi tabular. Ca şi la amniotele primitive, urechea medie nu era formată pentru captarea şi transmiterea vibrațiilor sonore. Regiunea obrazului nu prezintă specializări pentru atașarea unei membrane timpanice.

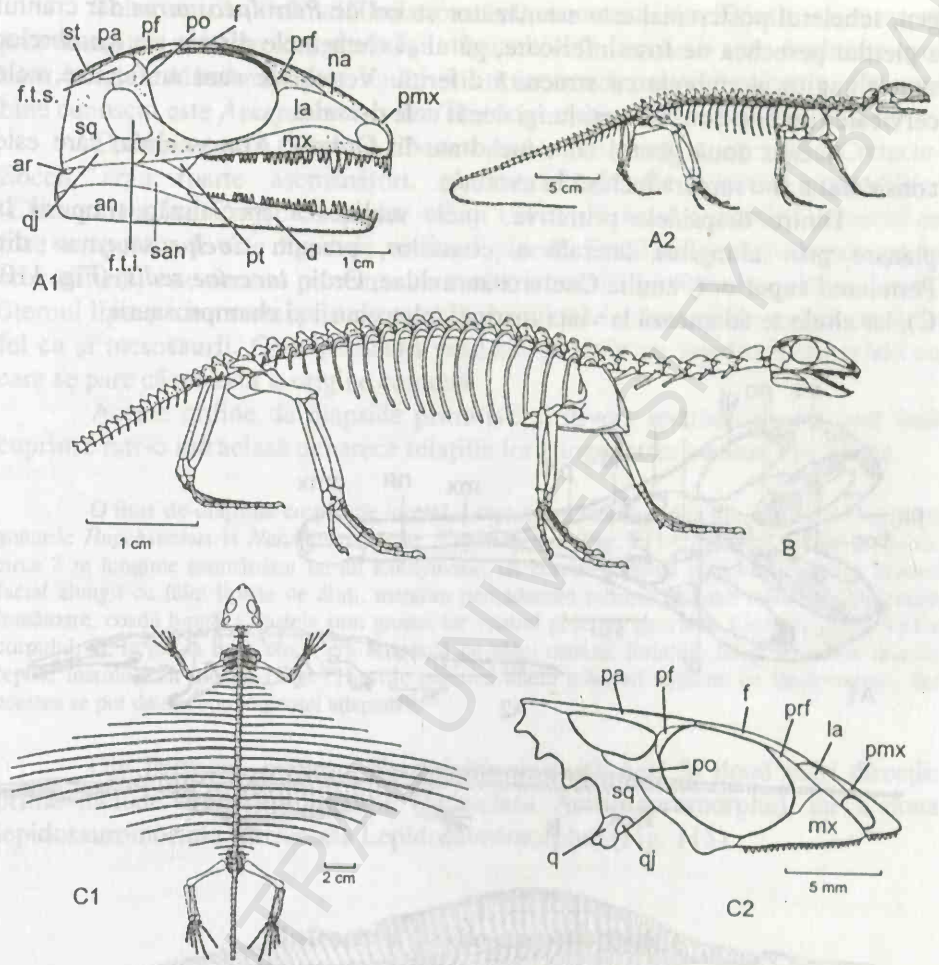


Fig. 110. Diapside primitive. A – *Petrolacosaurus*, Carbonifer superior: A1 – craniul în vedere laterală; A2 – scheletul reconstituit; B – *Araeoscelis*, Permian, scheletul reconstituit; C – *Coelurosauravus*, Permian superior: C1 – scheletul reconstituit în vedere dorsală; C2 – craniul văzut lateral (A după Reisz, 1981, din R. Carroll, 1988; B după Reisz, Berman şi Scott, 1984, din R. Carroll, 1988; C după R. Carroll, 1978); an - angular; ar – articular; d – dentar; f – frontal; f. t. i. – fosă temporală inferioară; f. t. s. – fosă temporală superioară; j – jugal; la – lacrimal; mx – maxilar; na – nazal; pa – parietal; pf – postfrontal; pmx – premaxilar; po – postorbital; prf – prefrontal; q – pătrat; qj – pătratojugal; san – supraangular; sq – scvamosal; st – supratemporal.

Genul cel mai apropiat de *Petrolacosaurus* este *Araeoscelis* (Fig. 110-B şi D) (30-40 cm lungime) din Permianul inferior al Americii de Nord. La acest

gen, scheletul postcranial este asemănător cu cel de *Petrolacosaurus* dar craniul a pierdut perechea de fose inferioare, gâtul şi elementele distale ale membrelor sunt alungite, vertebrele cu structură diferită. Vertebrele sunt amficelice, cele cervicale fiind de două ori mai lungi decât cele dorsale.

Aceste două genuri sunt încadrate în Ordinul Araeoscelida, care este considerat a fi o ramură închisă în evoluţie.

Dintre diapsidele primitive, unele realizează specializări timpurii la planare prin alungirea laterală a coastelor, precum *Coelurosauravus* din Permianul superior (Familia Coelurosauravidae, Ordin *incertae sedis*) (Fig. 110-C), iar altele se adaptează la viaţa marină: talatosaurii şi champsosaurii.

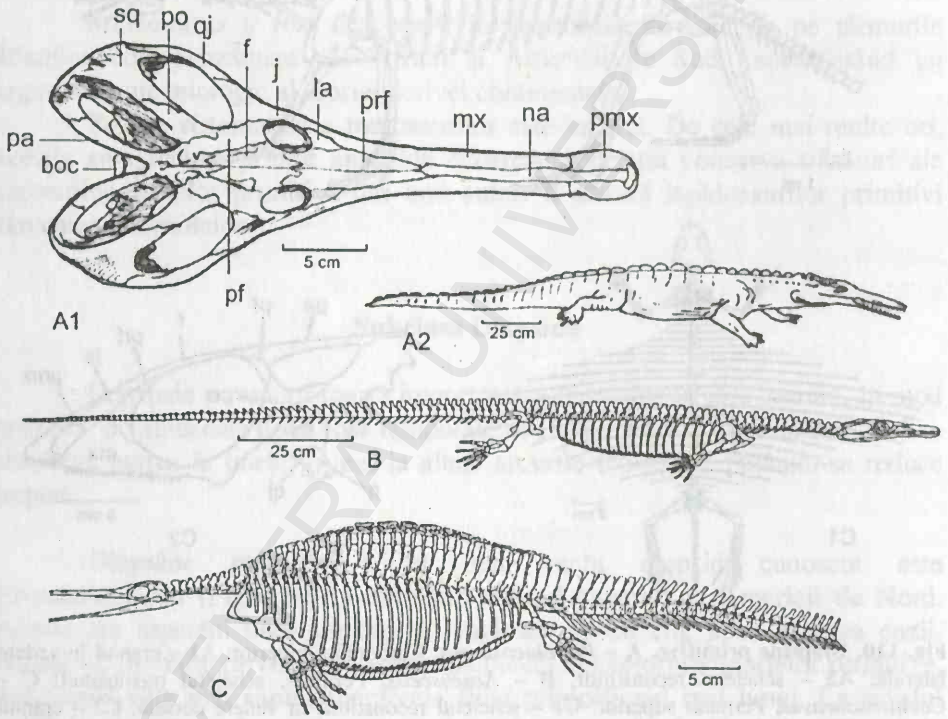


Fig. 111. Diapside primitive adaptate la viaţa acvatică. Choristodera. A – *Champsosaurus*, Cretacic-Paleogen, craniul văzut dorsal (A1) şi aspectul general reconstituit (A2). **Thalattosauria.** B – *Askeptosaurus*, Triasic mediu; **Hupehsuchia.** C – *Hupehsuchus*, Triasic (A1 după Erickson, 1972, din R. Carroll, 1988; B după Kuhn-Schnyder, 1974, din R. Carroll, 1988 ; C după R. Carroll şi Z. Dong, 1991, în H. Pough şi colab., 1996); boc – bazioccipital; f – frontal; jugal; la – lacrimal; mx – maxilar; pa – parietal; pf – postfrontal; pmx – premaxilar; po – postorbital; prf – prefrontal; qj – pătratojugal; sq – scvamosal.

Talatosaurii (Ordinul Thalattosauria), cunoscuţi din Triasic, se remarcă prin alungirea maxilarelor, gâtului şi a trunchiului, iar nările sunt deplasate spre baza botului. Membrele sunt scurte şi nu formează palete înotătoare. Cel mai bine cunoscut este *Askeptosaurus* din Triasicul mediu al Elveţiei (Fig. 111-B).

Champsosaurii (Ordinul Choristodera), cunoscuţi în intervalul Cretacic-Eocen, erau foarte asemănători, ca morfologie şi mărime, crocodililor (*Champsosaurus,* Cretacic superior – Fig. 111-A). Craniul are ambele perechi de fose temporale şi este lipsit de orificiul pineal. Botul, alungit şi îngust, ca la crocodilieni, este format pe seama dezvoltării maxilarelor şi a nazalului, impar. Sternul lipseşte iar vertebrele şi coastele manifestă fenomenul de pachiostoză, la fel ca şi mesosaurii. Champsosaurii prezintă afinităţi cu lepidosauromorfele cu care se pare că au avut o origine comună.

Aceste ordine de diapside primitive şi divers specializate nu sunt încă cuprinse într-o infraclasă deoarece relaţiile lor filogenetice nu sunt clarificate.

O linie de diapside cu poziţie incertă o reprezintă Hupehsuchia din Triasicul Chinei, cu genurile *Hupehsuchus* şi *Nanchangosaurus*. *Hupehsuchus* (Fig. 111-C) era un animal marin de circa 2 m lungime asemănător cu un ichthyosaur, cu corpul puternic comprimat lateral, craniul facial alungit cu fălci lipsite de dinţi, membre pentadactile robuste dispuse sub formă de paletă înotătoare, coadă lungă. Coastele sunt groase iar ventral prezintă gastralia. Linia medio-dorsală a corpului, de la gât la baza cozii, era acoperită cu plăci osoase. Relaţiile filogenetice ale acestor reptile marine sunt incerte (Fig. 115). Ele prezintă unele trăsături comune cu ichthyosaurii, dar acestea se pot datora convergenţei adaptative.

Din Permian, evoluţia diapsidelor se desfăşoară în două mari direcţii: prima include archosauromorfele (Infraclasa Archosauromorpha), iar a doua lepidosauromorfele (Infraclasa Lepidosauromorpha) (Fig. 115).

Infraclasa Archosauromorpha

Această infraclasă cuprinde cele mai impresionante reptile, cum ar fi dinosaurii care au dominat mediile terestre în Era Mesozoică sau crocodilii cele mai mari reptile actuale. Tot aici se include un grup numeros de reptile zburătoare – pterosaurii –, care a dominat spaţiul aerian în Mesozoic înaintea păsărilor. Păsările însele provin din forme ale acestei infraclase, la care se ataşează, de altfel, din punct de vedere filogenetic.

Spre deosebire de lepidosauromorfe, archosauromorfele reduc, parţial sau complet, flexiunea laterală a coloanei vertebrale, membrele fiind aduse mult sub corp. Acest model de organizare a scheletului atinge expresia cea mai înaltă la dinosauri şi pterosauri la care membrele se mişcă în plan parasagital, ca la păsări şi mamifere.

Clasificare. Archosauromorfele primitive sunt grupate în trei ordine: Protorosauria, Rhynchosauria şi Trilophosauria. Archosauromorfele mai evoluate, cu caractere comune bine conturate, sunt incluse în Diviziunea Archosauria.

Archosauromorfe primitive. Aceste reptile se deosebesc de lepidosauromorfe şi diapsidele primitive prin mai multe trăsături ale scheletului:

- oasele premaxilare se extind dorsal, în spatele nărilor, separând maxilarele de marginea acestor deschideri;
- dinţii sunt dispuşi în alveole (condiţia tecodontă);
- stapesul face parte din sistemul de transmitere a oscilaţiilor aerului la nivelul urechii medii;
- autopodul are o structură specifică: astragalul şi calcaneul se articulează unul cu altul printr-o largă suprafaţă; al cincilea os tarsian distal a dispărut iar capătul celui de-al cincilea os metatarsian este încovoiat medial pentru a se articula la suprafaţa laterală a celui de-al patrulea tarsian distal.

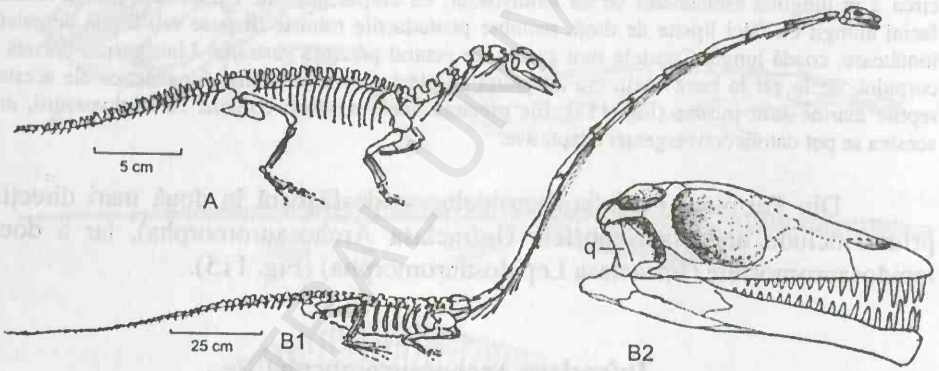


Fig. 112. Protorosauria. A – *Protorosaurus*, Permian superior; B – *Tanystropheus*, Triasic mediu: B1 – scheletul reconstituit; B2 – craniul (A după Seeley, 1988; B după Wild, 1973, din R. Carroll, 1988); q – pătrat.

Ordinul Protorosauria

Se caracterizează prin pierderea arcului temporal inferior şi prin gâtul alungit. Protorosaurii se cunosc din Permianul superior prin genul *Protorosaurus* (Fig. 112-A) (Europa).

În Triasicul mijlociu protorosaurii sunt reprezentaţi prin una dintre cele mai bizare reptile primitive – *Tanystropheus* (Fig. 112-B) (Europa). Corpul

acestei reptile avea circa 3 m lungime, gâtul fiind de două ori mai lung decât trunchiul. Membrele sunt scurte şi slab osificate. Se crede că petrecea tot timpul în apă deoarece este dificil de imaginat cum ar fi putut susţine un asemenea gât pe uscat. Interesant este faptul că dinţii diferă considerabil la indivizii tineri şi la cei adulţi. La indivizii tineri, dinţii sunt *tricuspizi,* ca la majoritatea mamiferelor primitive, pe când la adulţi sunt simpli, de formă conică. Ultimii protorosauri se cunosc din Jurasicul inferior (*Tanytrachelus*).

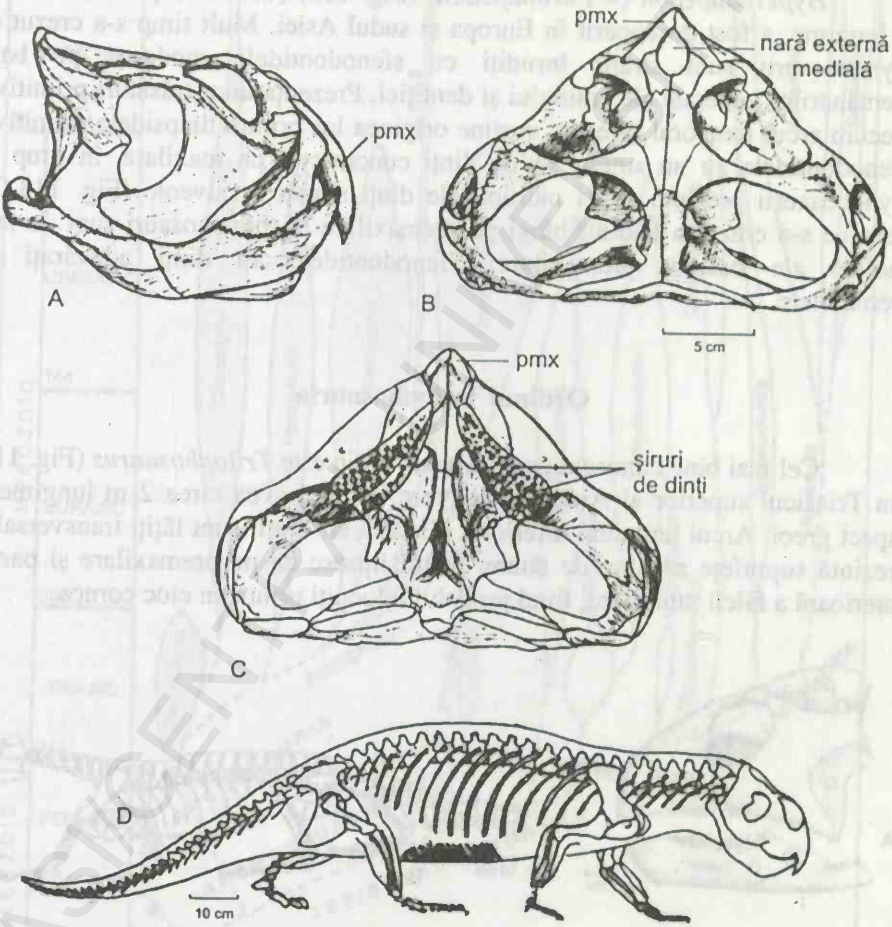


Fig. 113. Rhynchosauria. A – *Hyperodapedon (= Paradapedon),* Triasic superior. Craniul în vedere laterală (A), dorsală (B) şi palatină (C); D – scheletul reconstituit (după Chatterjee, 1974, din R. Carroll, 1988); pmx – premaxilar.

Ordinul Rhynchosauria

Rhynchosaurii constituie cel mai comun şi răspândit grup de reptile archosauromorfe primitive. Sunt cunoscuţi numai din Triasic. Au fost reptile aproape sigur ierbivore, cu corp greoi de mărimea unui porc, membre scurte. O trăsătură caracteristică este curbarea în jos a premaxilarelor care formează un fel de cioc, de unde li se trage şi denumirea (gr. *rhynchos* - cioc; gr. *sauros* - şopârlă).

Hyperodapedon (= *Paradapedon*) (Fig. 113) (Triasic superior), de 1,50 m lungime, a fost descoperit în Europa şi sudul Asiei. Mult timp s-a crezut că rhynchosaurii sunt strâns înrudiţi cu sfenodontidele moderne pe baza asemănărilor generale ale craniului şi dentiţiei. Prezenţa unor trăsături primitive, precum arcul temporal inferior, susţine originea lor printre diapsidele primitive. Sfenodontidele au un singur şir de dinţi concrescuţi pe maxilare, în timp ce rhynchosaurii prezintă şiruri multiple de dinţi situaţi în alveole (Fig. 113-C). Ceea ce s-a crezut a fi dinţi lungi pe premaxilare la rhynchosauri sunt de fapt apofize ale oaselor premaxilare. Sfenodontidele au dinţi adevăraţi pe premaxilare.

Ordinul Trilophosauria

Cel mai bine cunoscut gen din acest ordin este *Trilophosaurus* (Fig. 114) din Triasicul superior al Americii de Nord. Corpul avea circa 2 m lungime şi aspect greoi. Arcul temporal inferior a dispărut iar dinţii sunt lăţiţi transversal şi prezintă suprafeţe ascuţite de tăiere. Dinţii lipsesc de pe premaxilare şi partea anterioară a fălcii inferioare, fiind probabil înlocuiţi printr-un cioc cornos.

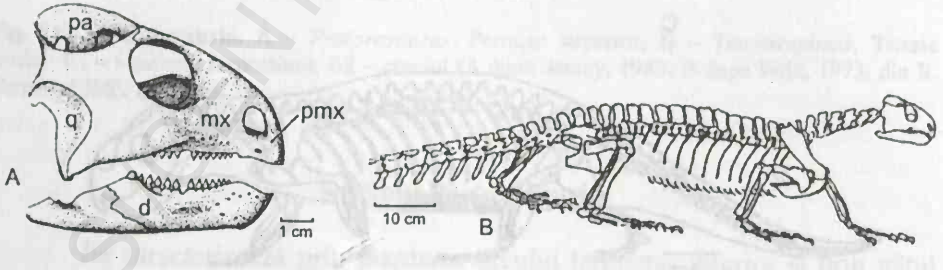


Fig. 114. Trilophosauria. *Trilophosaurus*, Triasic superior. A – craniul în vedere laterală; B – scheletul reconstituit (după Gregory, 1945, din R. Carroll, 1988); d – dentar; mx – maxilar; pa – parietal; pmx – premaxilar; q – pătrat.

Fosele temporale superioare sunt separate printr-o punte îngustă formată de parietale. Acest caracter, corelat cu deschiderea largă a fosei temporale inferioare şi dentiţia puternică, sugerează existenţa unui muşchi adductor puternic al fălcii inferioare. Totodată, această condiţie ar explica cauza dispariţiei fosei temporale inferioare, şi anume necesitatea dezvoltării musculaturii adductoare în funcţie de regimul de hrană.

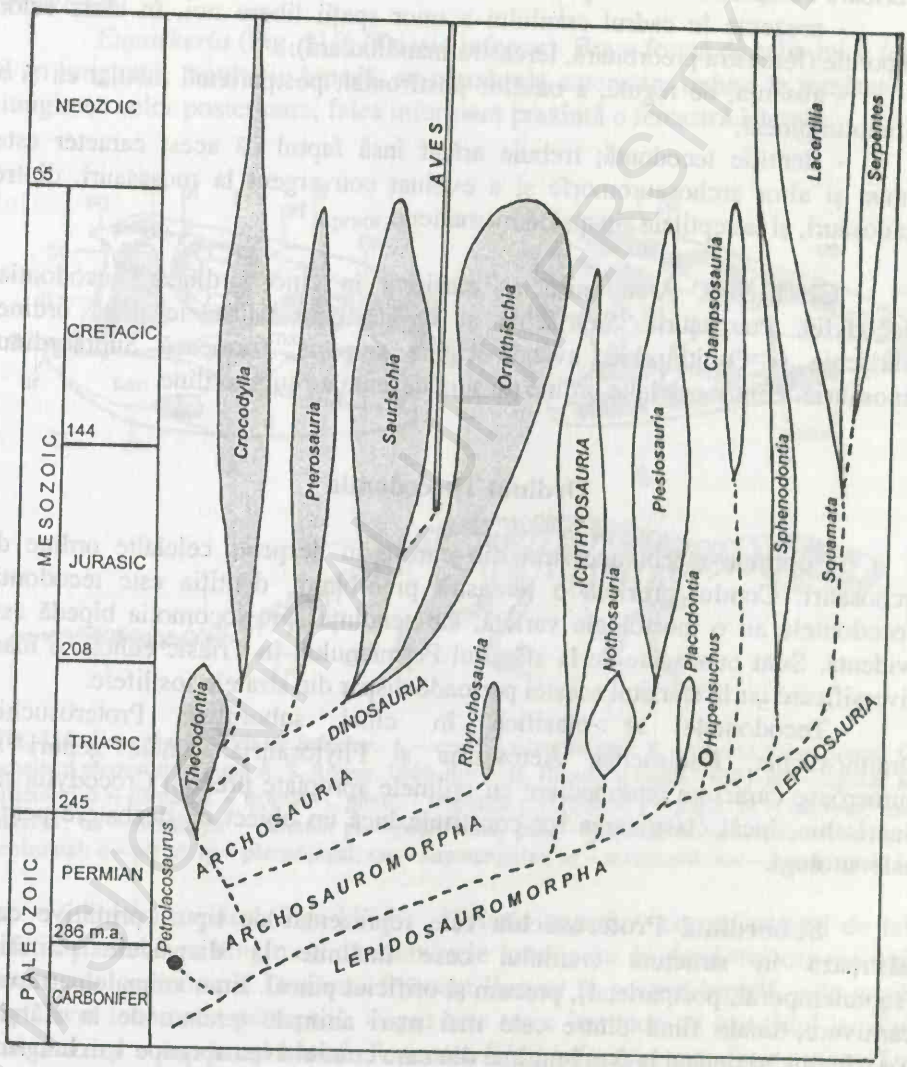


Fig. 115. Filogenia principalelor grupe de diapside (bazat pe R. Carroll, 1988).

Diviziunea Archosauria

Cuprinde diapside tipice, adaptate la medii diferite de viaţă (terestru, amfibiu, aerian). Dintre caracterele comune mai importante ale archosaurilor, menţionăm următoarele:

- tendinţa spre bipedie, manifestată prin reducerea lungimii membrelor anterioare comparativ cu cele posterioare;
- prezenţa în cadrul craniului a unor spaţii libere noi, în afara celor temporale (fereastra preorbitară, fereastra mandibulară);
- absenţa, de regulă, a oaselor postfrontal, postparietal, tabular ca şi a orificiului pineal;
- dentiţie tecodontă; trebuie arătat însă faptul că acest caracter este comun şi altor archosauromorfe şi a evoluat convergent la mosasauri, dintre lepidosauri, şi la reptilele sinapside mamaliene.

Clasificare. Archosaurii se clasifică în cinci ordine: Thecodontia, Crocodylia, Pterosauria, Saurischia şi Ornithischia. Ultimele două ordine, Saurischia şi Ornithischia, având origine comună, formează Supraordinul Dinosauria. Pentru celelalte ordine nu sunt desemnate supraordine.

Ordinul Thecodontia

Cuprinde stocul ancestral din care s-au desprins celelalte ordine de archosauri. Craniul prezintă o fereastră preorbitară, dentiţia este tecodontă. Tecodontele au o morfologie variată, dar tendinţa spre locomoţia bipedă este evidentă. Sunt cunoscute de la sfârşitul Permianului; în Triasic cunosc o mare diversificare iar la sfârşitul acestei perioade dispar din stratele fosilifere.

Tecodontele se clasifică în cinci subordine: Proterosuchia, Ornithosuchia, Rauisuchia, Aetosauria şi Phytosauria. Unele genuri au numeroase caractere intermediare cu ordinele apropiate precum Crocodylia sau Saurischia, încât clasificarea lor constituie încă un obiect de dezbatere pentru paleontologi.

Subordinul Proterosuchia este reprezentat de tipuri primitive care păstrează în structura craniului oase întâlnite la diapsidele primitive (supratemporal, postparietal), precum şi orificiul pineal. Erau animale patrupede carnivore, unele fiind dintre cele mai mari animale terestre de la sfârşitul Triasicului, ajungând la 5 m lungime din care craniul avea aproape 1 m lungime.

Erythrosuchus (Fig. 117-A) (Triasic inferior). Avea o lungime de circa 4 m lungime, membrele egal dezvoltate, craniul masiv.

Subordinul Ornithosuchia cuprinde numeroase forme cu membrele anterioare mult mai reduse decât cele posterioare care, luând o orientare verticală, puteau realiza locomoția bipedă. Orificiul pineal a dispărut. Unele genuri (*Heleosaurus*) prezentau o armură dermică de-a lungul coloanei vertebrale.

Euparkeria (Fig. 116) (Triasic inferior). Era o formă de talie mică (circa 1 m lungime), facultativ bipedă, cu membrele anterioare reduse la jumătate din lungimea celor posterioare; falca inferioară prezintă o fereastră laterală.

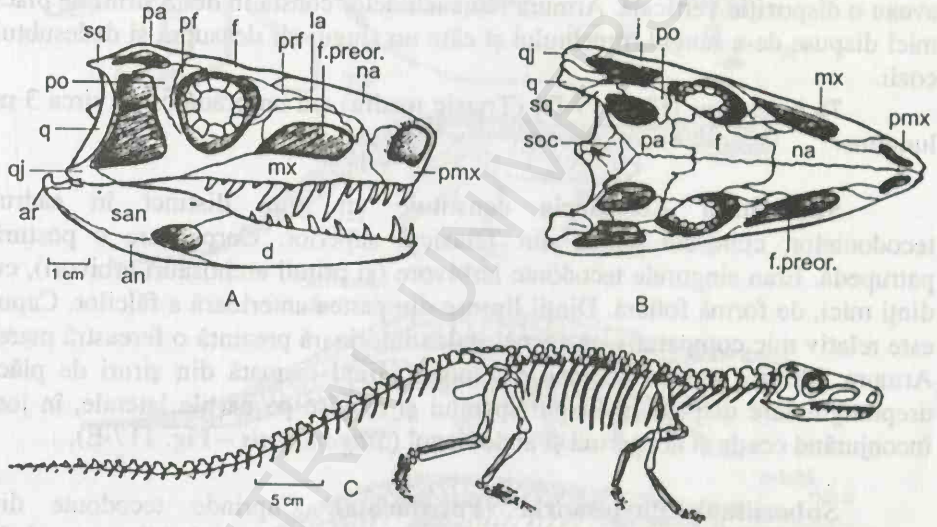


Fig. 116. ***Euparkeria*, Triasic inferior.** A – craniul văzut lateral; B – craniul văzut dorsal; C – scheletul reconstituit (după A. S. Romer, 1966, din F. H. Harvey și colab. 1989); an – angular; ar – articular; d – dentar; f – frontal; f. preor. - fereastră preorbitară; j – jugal; la – lacrimal; mx – maxilar; na – nazal; pa – parietal; pf – postfrontal; pmx – premaxilar; po – postorbital; prf – prefrontal; q – pătrat; qj – pătratojugal; san – supraangular; sq – scvamosal; soc – supraoccipital.

Ornithosuchus (Fig. 117-B) (Triasic superior) era un animal de talie relativ mare (4 m lungime), cu membrele anterioare de două-trei ori mai mici decât cele posterioare. Deși este frecvent ilustrat în postură bipedă, este posibil să fi avut locomoție patrupedă. Capul este mare în raport cu trunchiul iar dinții sunt mari și comprimați lateral. Fereastra fălcii inferioare este foarte mare. Unii

autori îl include printre dinosauri datorită asemănărilor structurii craniene dar membrele şi centurile au o alcătuire mult mai primitivă decât la dinosauri.

Lagosuchus (Fig. 117-C) (Triasic mediu), descoperit în America de Sud, aduce cea mai puternică dovadă a legăturii dintre tecodonte şi dinosauri. Corpul are numai 30 cm lungime, cu membre lungi şi subţiri. Membrele posterioare sunt mult mai lungi decât cele anterioare iar tibia este mai lungă decât femurul. Structura tarsului este asemănătoare cu cea de la dinosauri. Lagosuchidele se consideră că ar sta la originea dinosaurilor.

Subordinul Rauisuchia cuprinde cele mai mari tecodonte din Triasicul mediu şi superior, unele ajungând la peste 6 m lungime. Toate aveau postură patrupedă. Membrele posterioare, nu cu mult mai mari decât cele anterioare, aveau o dispoziţie verticală. Armura rauisuchidelor constă în două şiruri de plăci mici dispuse de-a lungul trunchiului şi câte un singur şir deasupra şi dedesubtul cozii.

Ticinosuchus (Fig. 117-D) (Triasic mediu) era un prădător de circa 3 m lungime.

Subordinul Aetosauria constituie un grup distinct în cadrul tecodontelor, cunoscut numai din Triasicul superior. Corpul are o postură patrupedă. Erau singurele tecodonte ierbivore (şi primii archosauri erbivori), cu dinţi mici, de formă foliară. Dinţii lipsesc din partea anterioară a fălcilor. Capul este relativ mic comparativ cu corpul; falca inferioară prezintă o fereastră mare. Armura dermică era foarte bine dezvoltată, fiind formată din şiruri de plăci dreptunghiulare dispuse în lungul spatelui şi extinse pe părţile laterale, în jos, înconjurând coada şi acoperind şi abdomenul (*Stagonolepis* – Fig. 117-E).

Subordinul Phytosauria (Parasuchia). Cuprinde tecodonte din Triasicul superior, cu aspect de crocodil şi care duceau, probabil, un mod de viaţă asemănător cu cel al crocodililor. Trunchiul şi craniul sunt alungite, membrele scurte, coada turtită lateral. Spre deosebire de crocodili, rostrul este format aproape în întregime din premaxilare, fosele preorbitare sunt mai bine dezvoltate iar nările sunt deplasate mult în urmă, deschizându-se pe faţa superioară a capului, la baza botului şi în faţa orbitelor; armura dermică dorsală este, de asemenea, mai dezvoltată decât la crocodilieni. Phytosaurii erau larg răspândiţi în continentele nordice, câteva forme fiind găsite şi în Madagascar.

Parasuchus (Fig. 117-F) (Triasic superior), de circa 3 m lungime, are fălcile alungite şi înguste, asemănătoare cu cele ale gavialului actual, ceea ce sugerează că era un prădător acvatic.

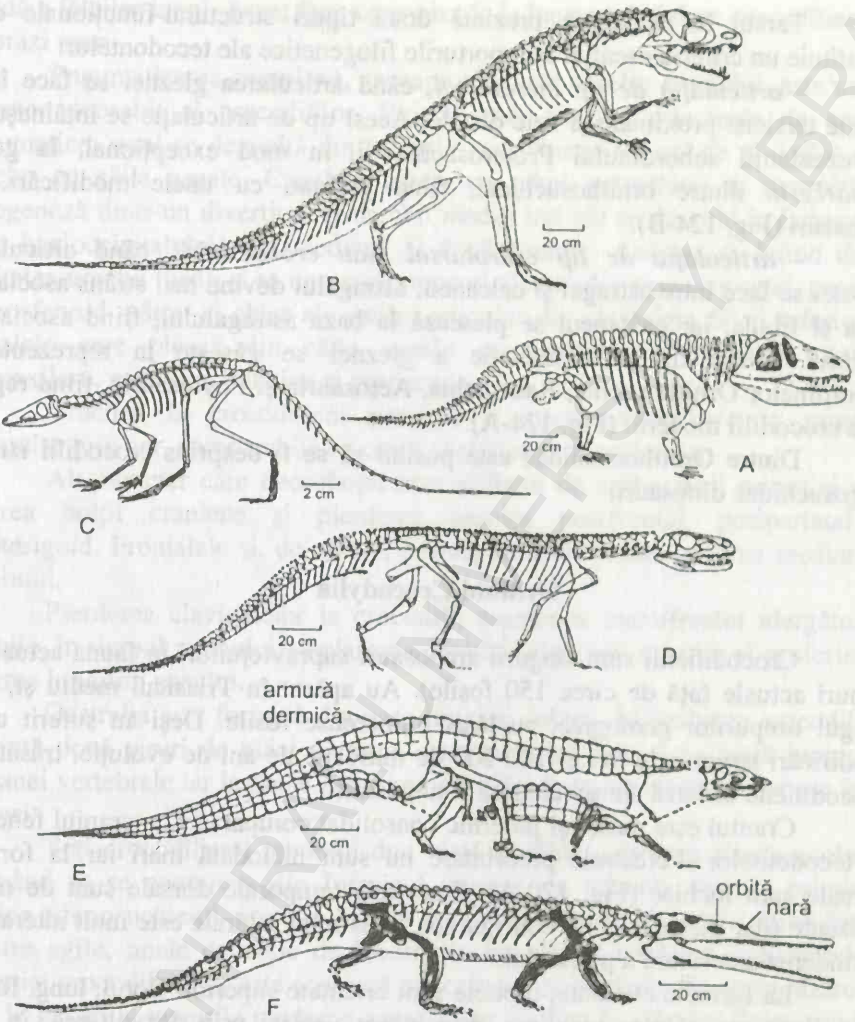


Fig. 117. Thecodontia. A – *Erythrosuchus*, Triasic inferior; B – *Ornithosuchus*, Triasic superior; C – *Lagosuchus*, Triasic superior; D – *Ticinosuchus*; E – *Stagonolepis*, Triasic superior, F – *Parasuchus*, Triasic superior (A după Huene, din A. S. Romer, 1966; B după Walker, 1964, din R. Carroll, 1988; C după Wellnhofer, din E. Buffetaut, 1994; D după Krebs; E după Walker, 1961, din R. Carroll, 1988; F din Chatterjee, 1974, din R. Carroll, 1988).

Filogenie. Relațiile filogenetice dintre grupele de tecodonte (se cunosc cel puțin 10 familii) nu sunt încă bine stabilite. Grupul denumit până de curând *Pseudosuchia* s-a dovedit a fi heterogen, cuprinzând tipuri incluse ulterior la crocodili sau la dinosauri.

Tarsul la tecodonte prezintă două tipuri structural-funcţionale care constituie un criteriu esenţial în raporturile filogenetice ale tecodontelor:

- *articulaţia de tip mesotarsal*, când articularea gleznei se face între oasele tarsiene proximale şi cele distale. Acest tip de articulaţie se întâlneşte la reprezentanţii subordinului Proterosuchia şi, în mod excepţional, la genul *Euparkeria* dintre ornithosuchieni, fiind preluat, cu unele modificări, de dinosauri (Fig. 124-B).

- *articulaţia de tip crurotarsal (sau crocodiloid)*, când articularea gleznei se face între astragal şi calcaneu; astragalul devine mai strâns asociat cu tibia şi fibula, iar calcaneul se plasează la baza astragalului, fiind asociat cu piciorul. Acest tip de articulaţie a gleznei se găseşte la reprezentanţii subordinelor Ornithosuchia, Rauisuchia, Aetosauria şi Phytosauria, fiind regăsit şi la crocodilii moderni (Fig. 124-A).

Dintre Ornithosuchidae este posibil să se fi desprins crocodilii iar din Lagosuchidae dinosaurii.

Ordinul Crocodylia

Crocodilienii sunt singurii archosauri supravieţuitori în fauna actuală (8 genuri actuale faţă de circa 150 fosile). Au apărut în Triasicul mediu şi, de-a lungul timpurilor geologice, au lăsat numeroase fosile. Deşi au suferit unele modificări structurale în cei 180-200 de milioane de ani de evoluţie, trăsăturile crocodiliene de bază ale scheletului s-au păstrat.

Craniul este masiv şi puternic consolidat comparativ cu craniul fenestrat al tecodontelor. Ferestrele preorbitare nu sunt niciodată mari iar la formele actuale sunt închise (Fig. 120-A). Ferestrele temporale dorsale sunt de obicei prezente (dar nu mereu) iar configuraţia ferestrelor laterale este mult alterată de extinderea anterioară a pătratului.

La formele evoluate, orbitele sunt orientate superior. Botul, lung, format prin alungirea oaselor maxilare, este întărit ventral prin dezvoltarea, în mod variabil, a unui palat secundar care este mult mai extins la crocodilii evoluaţi decât la mamifere. Prezenţa palatului secundar este, de regulă, asociată cu separarea căilor nazale de cavitatea bucală, fapt ce poate fi important, mai ales la formele acvatice. Este posibil ca formarea palatului să fi servit iniţial ca suport al botului alungit şi turtit dorso-ventral.

Proporţiile craniului şi orientarea osului pătrat, încă de la formele ancestrale din Triasicul inferior, sugerează un mod de hrănire distinct de al celorlalţi archosauri. Toţi muşchii fălcii inferioare sunt inseraţi aproape de capătul posterior al acesteia, permiţând o deschidere mare a gurii şi o închidere

rapidă a fălcilor lungi. Acest fapt a permis, de la început, hrănirea crocodilienilor cu prăzi mari.

Pneumatizarea complexă, aproape a tuturor oaselor craniului, este un alt caracter deosebit al crocodililor. Există două sisteme principale de canale pneumatice; unul se dezvoltă din tuburile eustachiene iar cel de al doilea este asociat cu căile nazale. Canalele legate cu tubul eustachian se dezvoltă în ontogeneză dintr-un diverticul al urechii medii; trei căi se deschid în faringe, la baza bazioccipitalului, una mediană şi două laterale. Acestea se întind de la cavitatea urechii medii şi se unesc cu sinusuri ale oaselor supraoccipital, prootic, laterosfenoid, pătrat şi chiar ale osului articular din alcătuirea fălcii inferioare. Canalele care pleacă din căile nazale se ramifică în interiorul oaselor premaxilare, maxilare, palatine şi pterigoide.

Urechea la crocodilieni prezintă o mare sensibilitate la sunetele transmise prin aer, comparabilă cu cea a păsărilor şi mamiferelor.

Alt caracter care deosebeşte crocodilienii de archosaurii primitivi este turtirea bolţii craniene şi pierderea oaselor postfrontal, postparietal şi epipterigoid. Frontalele şi, de obicei, parietalele sunt sudate pe linia mediană a craniului.

Pierderea claviculelor la crocodili, asemenea mamiferelor alergătoare, permite, în timpul mersului, deplasarea cavităţii glenoide anterior şi posterior şi mărirea lungimii pasului.

Gastralia este formată din oase lungi şi subţiri. Majoritatea crocodililor prezintă două şiruri de plăci dermice care se întind dorsal pe toată lungimea coloanei vertebrale iar la unele genuri există plăci dermice ventrale dispuse între centuri.

Toţi crocodilienii moderni duc viaţă amfibie, acest tip morfo-ecologic începând să se contureze din Jurasicul inferior. În schimb, tipurile primitive triasice (sfenosuchienii, protosuchienii) aveau membre lungi, subţiri, fiind forme terestre agile, unele capabile de locomoţia bipedă. O trăsătură remarcabilă a evoluţiei crocodilienilor este aceea că majoritatea caracterelor de specializare pe care le găsim la genurile moderne acvatice au evoluat la sfârşitul Triasicului în cadrul unui grup profund legat de viaţa de uscat.

Radiaţia adaptativă a crocodilienilor a înregistrat cel puţin trei etape importante. Prima etapă este reprezentată de formele primitive, terestre, din Triasicul mediu şi superior şi Jurasicul inferior (Sphenosuchia şi Protosuchia); a doua etapă este reprezentată de genurile amfibii din Jurasic şi Cretacicul inferior (Mesosuchia) iar a treia etapă cuprinde genurile moderne, care sunt cunoscute începând din Cretacicul superior (Eusuchia).

Clasificare. Crocodilienii se împart în patru subordine: Sphenosuchia, Protosuchia, Mesosuchia şi Eusuchia.

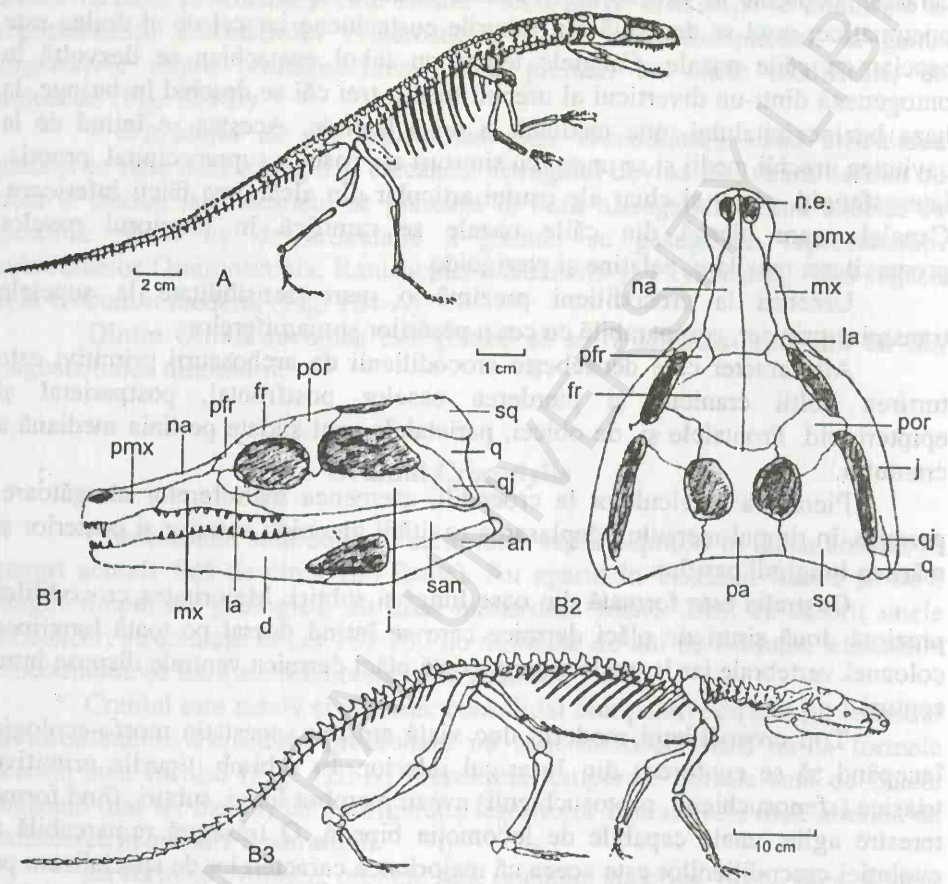


Fig. 118. Crocodilieni sfenosuchieni (A) şi protosuchieni (B). A – *Gracilisuchus*, Triasic mediu; B – *Protosuchus*, Jurasic inferior: craniul în vedere laterală (B1) şi dorsală (B2) şi scheletul reconstituit (B3) şi (A din A. S. Romer, 1972; B după Colbert şi Mook, 1951, din R. Carroll, 1988); an – angular; d – dentar; f – frontal; j – jugal; la – lacrimal; mx – maxilar; na – nazal; ne – nări externe; pa – parietal; pf – prefrontal; pmx – premaxilar; por – postorbital; q – pătrat; qj – pătratojugal; san – supraangular; sq – scvamosal.

Subordinul Sphenosuchia. Aici sunt incluse cele mai primitive forme de crocodilieni care iniţial fuseseră clasificate printre tecodontele ornithosuchide. Scheletul postcranial (acesta fiind cunoscut) este asemănător cu cel al formelor avansate de tecodonte dar structura craniului este de tip

crocodilian, aşa cum se observă la genul tip *Sphenosuchus* din Jurasicul inferior (Africa de Sud). Crocodilienii sphenosuchieni se cunosc din perioada Triasic mediu-Jurasic inferior.

Gracilisuchus (Fig. 118-A) (Triasic mediu), de 30 cm lungime, are membrele posterioare de două ori mai lungi decât cele anterioare, fiind capabil de locomoţia bipedă. Craniul nu este mult comprimat iar fereastra preorbitară este încă mare. Armura dermică se întinde de-a lungul întregii coloane vertebrale.

Saltoposuchus (Triasic superior), o altă formă potenţial bipedă de 1,30 m lungime, cu membrele posterioare puternic dezvoltate, a fost considerat mult timp a fi un tecodont pseudosuchian.

Terrestrisuchus (Triasic superior) este o formă gracilă patrupedă, cu membrele lungi şi subţiri, cele posterioare fiind mai lungi decât cele anterioare. Craniul este mai alungit şi turtit decât la genurile anterioare.

Subordinul Protosuchia. Cuprinde crocodilieni tereştri din Triasic superior-Jurasic inferior, cu membre încă lungi, dar mai asemănători cu crocodilii moderni prin aspectul lor general şi structura craniului. Fereastra temporală superioară şi cea preorbitară sunt mult reduse. Orbitele sunt orientate în jos. Protosuchidele au fost larg răspândite în cele două emisfere şi au fost descoperite în depozite terestre, adeseori în asociaţie cu resturi de dinosauri.

Protosuchus (Fig. 118-B) (Jurasic inferior), de circa 1 m lungime, este mai puţin adaptat la locomoţia cursorială (alergare) decât sfenosuchidele. Craniul este mai alungit şi comprimat decât la sfenosuchide.

Subordinul Mesosuchia. Mesosuchienii constituie cel mai mare grup de crocodilieni, incluzând aproximativ 70 de genuri cunoscute, grupate în 16 familii, cu poziţie intermediară între protosuchieni şi eusuchieni. Faţă de protosuchieni, mesosuchienii sunt mai evoluaţi prin extinderea posterioară a palatinelor care formează marginea anterioară a nărilor interne. În schimb, la eusuchieni, marginea anterioară a choanelor este formată de pterigoide. Bolta palatină secundară este formată din premaxilare, maxilare şi palatine.

Primii mesosuchieni provin din depozite marine, fiind în asociaţie cu ihtiosauri şi plesiosauri. Mesosuchienii se pot împărţi, după modul de viaţă, în trei categorii: acvatici, semiacvatici şi tereştri.

Mesosuchienii acvatici cuprind patru familii din care două sunt mai importante: Teleosauridae şi Metriorhynchidae.

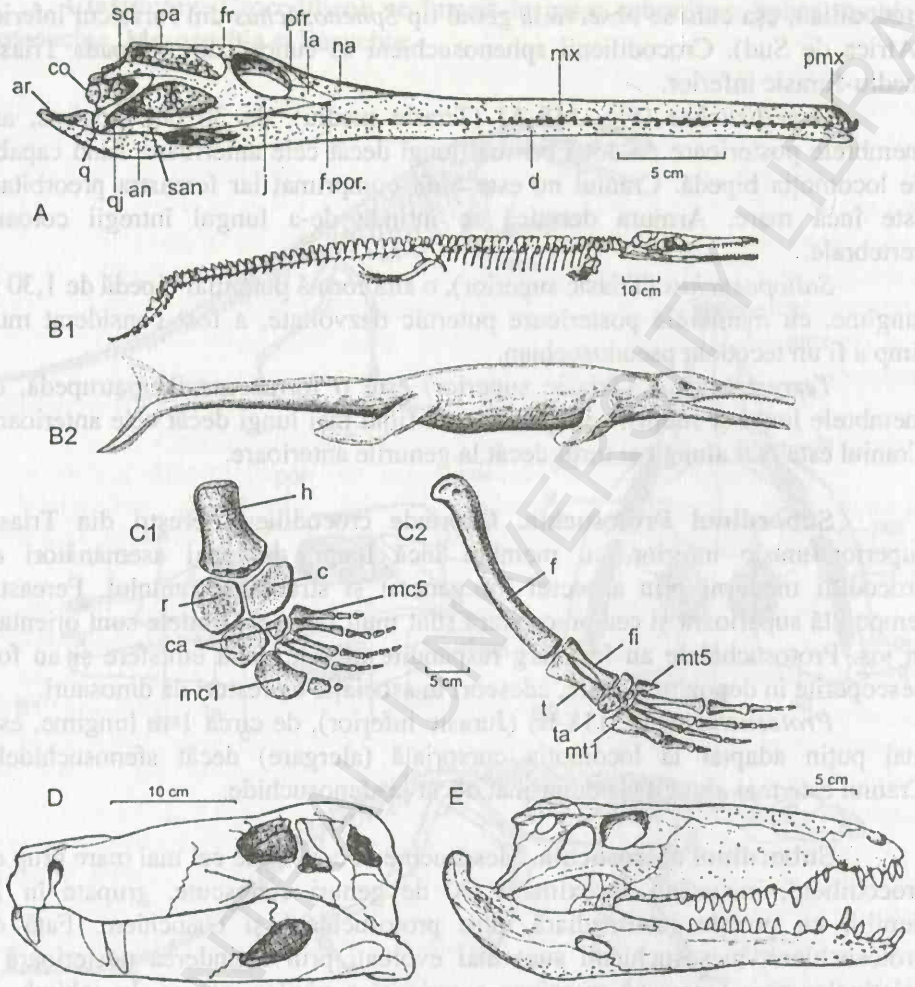


Fig. 119. Crocodilieni mesosuchieni. A – *Teleosaurus* (Jurasic mediu) – craniul în vedere laterală; *Geosaurus* (Jurasic inferior) – scheletul reconstituit (B1) și reconstituirea corpului (B2); C – adaptări la înot în structura membrelor crocodilienilor marini (*Geosaurus*): C1 – membru anterior și C2 – membru posterior; D – *Baurusuchus* (Cretacic superior) – craniul în vedere laterală; E – *Sebecus* (Eocen) – craniul în vedere laterală (A după Deslongchamps, din J. Piveteau, 1955; B1 după Steel, 1973, din R. Carroll, 1988; B2 din D. Patrulius, 1971; C după Fraas, din J. Piveteau, 1955; D după Price, modificat de Colbert; E după Colbert, 1946, din R. Carroll, 1988); an – angular; ar – articular; ca – carpiene; co – condil; d – dentar; j – jugal; f – femur; fi – fibula; fr – frontal; h – humerus; la – lacrimal; mc1-mc5 – metacarpiene; mt1-mt5 – metatarsiene; mx – maxilar; pa – parietal; pf – postfrontal; pmx – premaxilar; prf – prefrontal; q – pătrat; qj – pătratojugal; san – supraangular; sq – scvamosal; r – radius; t – tibia; ta – tarsiene; u – ulna.

Familia Teleosauridae. Teleosaurii (Jurasic inferior-Cretacic inferior) se caracterizează prin craniul facial mult alungit, nările externe foarte largi, membrele anterioare scurte (la jumătate din lungimea membrelor posterioare). Armura dermică este bine dezvoltată. Trăiau pe țărmurile marine și vânau prada în apă.

Teleosaurus (Fig. 119-A) (Jurasic inferior) avea circa 6 m lungime, fălcile mult alungite și înguste, cu peste 200 de dinți ascuțiți.

Familia Metriorhynchidae. Metriorinchidele (Jurasic inferior-Cretacic inferior) sunt cei mai specializați dintre toți crocodilii și singurii archosauri înalt specializați la viața acvatică. Craniul este longirostru, cu fosele superioare mult mai mari decât orbitele. Membrele anterioare sunt transformate în palete înotătoare (Fig. 119-C) și, ca și în cazul ichthyosaurilor, coloana vertebrală este în partea terminală îndoită ventral (ca la ichthyosauri) pentru a susține o înotătoare codală mare. Gâtul este mai scurt decât la crocodilii moderni. Armura dermică se pierde, treptat, în cadrul grupului. Duceau viață marină pelagică.

Pelagosaurus (Jurasic inferior) prezintă, încă, o armură dermică iar regiunea codală a coloanei era numai puțin îndoită în jos; acest gen reprezintă o posibilă verigă între teleosauri și metriorinchide.

Metriorhynchus (Jurasic superior) și *Geosaurus* (Fig. 119-B-C) (Jurasic inferior-Cretacic inferior). Era un crocodil marin de aproximativ 2,50 m lungime. A cunoscut o mare răspândire geografică.

La teleosauri și metriorinchide, ferestrele temporale superioare sunt mult mai mari decât la genurile semiacvatice și terestre, în asociație cu marea dezvoltare a musculaturii fălcilor și deschiderea largă a gurii. Ultimii mesosuchieni se cunosc din Eocen (Dyrosauridae).

Mesosuchienii semiacvatici (Fig. 119-D – *Baurusuchus*) au cunoscut o mare răspândire geografică din Jurasicul superior până în Cretacicul superior (Goniopholidae, Atoposauridae), ultimii reprezentanți dispărând în Eocen (Baurusuchidae). Anatomia scheletului este mai apropiată de cea a crocodililor moderni, cu botul lung (mai puțin la Baurusuchidae), caracteristic formelor acvatice. Palatul este însă mai primitiv iar vertebrele sunt amficelice (nu procelice ca la formele moderne). La Goniopholidae, nările externe sunt impare.

Mesosuchienii terestri, reprezentați de familia Sebecidae (Paleocen-Miocen), aveau botul scurt și prevăzut cu dinți lungi, turtiți lateral și cu marginea serată, fiind foarte asemănători cu cei ai dinosaurilor carnivori (*Sebecus*, ?Paleocen-Eocen-Miocen – Fig. 119-E). Acești carnivori terestri, foarte activi, sunt cunoscuți numai din America de Sud.

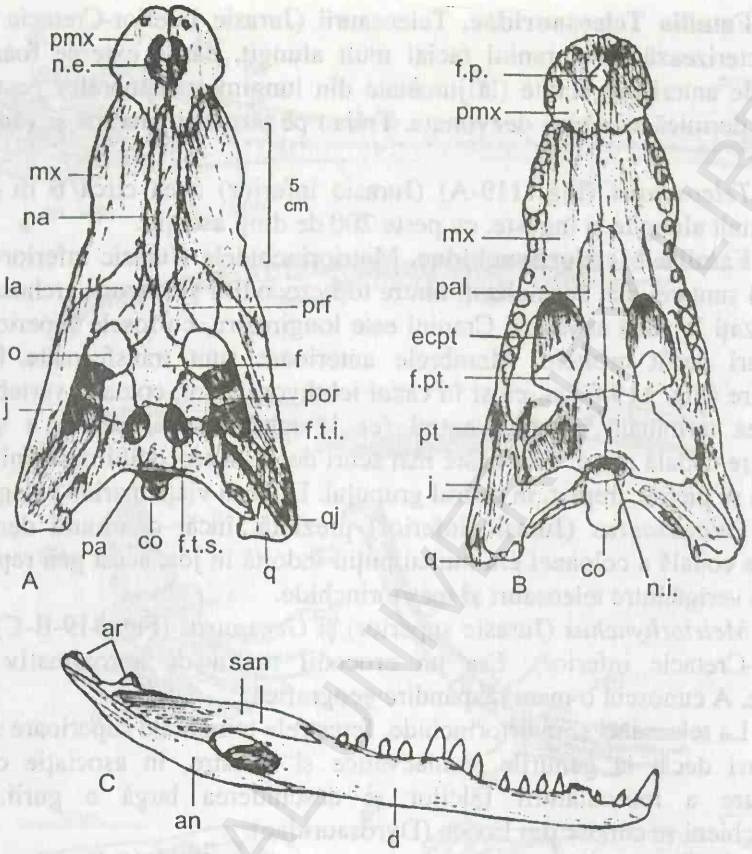


Fig. 120. Crocodilieni eusuchieni. *Crocodylus vulgaris*, Actual. Craniul în vedere dorsală (A), ventrală (B) şi mandibula în vedere laterală (C) (după J. Piveteau, 1955, modificat); an - angular; ar – articular; co – condil occipital; d – dentar; ecpt – ectopterigoid; f – frontal; f. p. – foramen premaxilar; f. pt. – fosă pterigoidiană; f. t. i. – fosă temporală inferioară; f. t. s. – fosă temporală superioară; j – jugal; la – lacrimal; mx – maxilar; na – nazal; n. e. – narine externe; n. i. narină internă; o – orbită; pa – parietal; pf – postfrontal; pmx – premaxilar; por – postorbital; prf – prefrontal; q – pătrat; qj – pătratojugal; san – supraangular; sq – scvamosal.

Subordinul Eusuchia. Cuprinde crocodilienii moderni (Fig. 120), care constituie un apogeu al radiaţiei evolutive a crocodilienilor semiacvatici începută, cel mai târziu, din Jurasicul superior. Eusuchienii se pot deosebi de mesosuchieni prin structura palatului şi vertebre. Nările interne sunt complet înconjurate de pterigoide (Fig. 120-B) iar vertebrele sunt, în general, procelice, ca la şopârle şi şerpi.

Cu excepția unor forme mai puțin cunoscute din Cretacicul inferior, eusuchienii apar în Cretacicul superior și pot fi incluși în actualele familii: Alligatoridae, Crocodylidae și Gavialidae.

Aligatorii apar în Cretacicul superior iar genurile *Alligator* și *Caiman* sunt cunoscute din Oligocen. Crocodilidele apar, de asemenea, în Cretacicul superior, genul *Crocodylus* fiind cunoscut din Paleocen. Gavialidele provin din crocodilide, primii reprezentanți datând din Eocen. Genul actual *Gavialus* este deja apărut în Miocen.

În Cretacicul superior au trăit crocodilide gigantice, precum *Deinosuchus* care, probabil, ajungea la 15 m lungime (se cunoaște numai craniul de circa 1,50 m lungime). Asemenea crocodili puteau ataca chiar și dinosauri de talie mare. În Eocen, au existat crocodilide cu mod de viață terestru, fiind prădători foarte activi, precum *Pristichampus*.

Crocodilii cretacici, care erau în esență asemănători celor actuali, au fost contemporani cu dinosaurii, la sfârșitul Mesozoicului. Ei par să nu fi fost afectați în nici un fel de extincția în masă care a cuprins multe grupe de reptile la sfârșitul Cretacicului. Eusuchienii au fost mult mai numeroși, diverși și larg răspândiți în Paleogen decât sunt astăzi. Declinul lor a fost cauzat, probabil, de deteriorarea climatică produsă pe parcursul Neozoicului.

Ordinul Pterosauria

Pterosaurii sau „reptilele zburătoare" reprezintă primul grup de vertebrate care a realizat un zbor activ și susținut, eveniment evolutiv care precede cu mult apariția păsărilor. Adaptarea la zbor a produs numeroase caractere convergente cu cele ale păsărilor. Organul de zbor – aripa – s-a format prin modificarea membrelor anterioare, inițial mai scurte decât cele posterioare, ca și la tecodontele strămoșești. Aripile erau formate dintr-o membrană alară tegumentară numită *patagium*, susținută de oasele membrului anterior, în special, de falangele extrem de alungite ale ultimului deget și marginea laterală a corpului (Fig. 121-A).

Oasele erau pneumatice, cu pereți subțiri, fapt care asigura ușurarea corpului și dobândirea capacității de zbor. Craniul, alcătuit din oase subțiri și fuzionate între ele, era articulat în unghi drept cu coloana vertebrală, prin intermediul unui singur condil occipital. La nivelul craniului se dezvoltă spații libere prin lărgirea ferestrelor temporale, orbitelor, nărilor și a ferestrelor preorbitare. Maxilarele sunt alungite și ascuțite, acoperite de un cioc cornos. Dinții, conici, prinși în alveole, erau prezenți la formele primitive, dar se reduc

numeric şi dispar la formele foarte specializate. Craniul era mare în raport cu trunchiul.

Sternul dezvoltă o carenă în corelaţie cu dezvoltarea musculaturii pectorale care acţionează aripile, ca şi la păsări (Fig. 121-B-C).

Oasele membrelor anterioare sunt în general scurte şi terminate cu patru degete; primele trei degete se termină cu gheare iar al patrulea este foarte lung, fiind format din patru falange alungite, şi susţine patagiul. Al patrulea os metacarpian este mult mărit pentru a forma baza degetului care susţine aripa. Nu există vreo urmă a degetului al cincilea. În dreptul carpului, medial, se articulează un os specific pterosaurilor, alcătuit din una sau două piese, numit *pteroid* (unii consideră osul pteroid a fi primul deget) (Fig. 121-A). La pterosaurii târzii, la care s-au păstrat impresiuni ale corpului moale, osul pteroid servea ca un punct distal de fixare pentru membrana tegumentară îngustă ce se întindea de la baza gâtului.

În cadrul centurii pectorale (Fig. 121-B), coracoidul este alungit şi fuzionat cu scapularul, oferind suprafeţe mărite pentru inserţia muşchilor de zbor. Spre deosebire de păsări, claviculele lipsesc şi, în general, nici un os dermic al centurii pectorale nu este cunoscut la pterosauri. Funcţional, centura pectorală împreună cu humerusul, este comparabilă cu cea a păsărilor.

Centura pelviană (Fig. 121-D) prezintă, ca şi dinosaurii, un ilion puţin înalt şi alungit de o parte şi de alta a fosei acetabulare; ilionul este ferm ataşat numeroaselor coaste sacrale. Acetabulum este neperforat. La marginea anterioară a oaselor pubiene, care sunt scurte, se articulează câte un proces osos numit *prepubis*, ceea ce constituie o caracteristică a pterosaurilor.

Membrele posterioare sunt pentadactile, cu degetul al cincilea bine dezvoltat la formele primitive (Fig. 121-E); ele aveau o poziţie erectă, fiind orientate în plan parasagital, ca şi la dinosauri şi păsări, şi este posibil să fi servit la locomoţia terestră (cel puţin la formele primitive de tip *Dimorphodon*). La numeroase genuri existau membrane interdigitale la nivelul membrului inferior, care erau probabil folosite la înot. Articulaţia gleznei este de tip mesotarsal.

O altă adaptare la zbor este prezenţa unor deschideri pneumatice la nivelul oaselor comparabile cu cele de la păsări în care se localizează sacii aerieni. Aceste deschideri sugerează că sistemul respirator al pterosaurilor ar fi putut fi modificat într-o manieră analoagă cu cea de la păsări şi în corelaţie cu o înaltă rată metabolică.

Studiul mulajelor endocraniene arată că dezvoltarea creierului a fost comparabilă cu cea de la păsări. Mărimea relativă a creierului era mai mare decât a majorităţii reptilelor de aceeaşi talie şi apropiată de cea păsărilor. Lobii optici erau foarte mari iar lobii olfactivi erau mult reduşi, asemenea celor de la păsări. Cerebelul era bine dezvoltat iar lobii floculari sunt chiar mai mari decât

ai păsărilor, ceea ce sugerează un înalt grad de manevrabilitate aeriană. Este improbabil ca toate aceste trăsături, care sunt comune cu cele ale păsărilor, să fi putut evolua la pterosauri dacă aceştia nu ar fi fost capabili de zbor activ, batant. Pterosaurii au vieţuit în perioada Triasic superior-Cretacic superior.

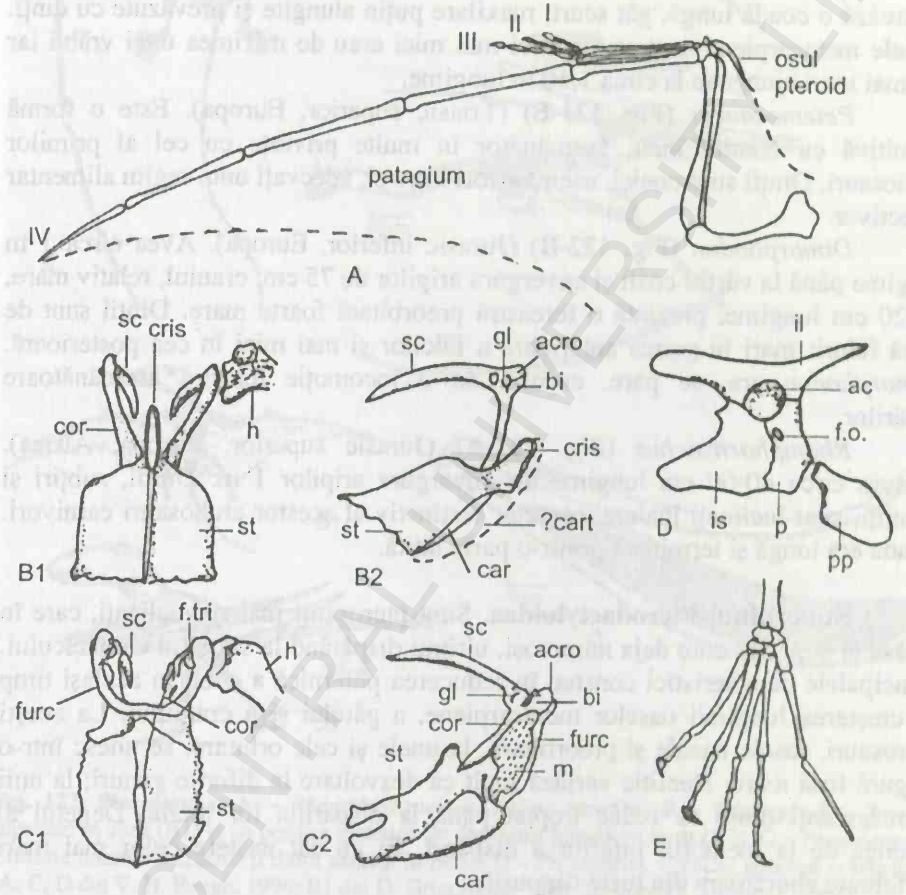


Fig. 121. Pterosauria. A – structura aripii; B-C: comparaţie între centura pectorală la pterosauri (B1 ventral şi B2 lateral) şi păsări (C1 ventral şi C2 lateral); D – centura pectorală; E – extremitatea membrului posterior (*Peteinosaurus*); acro – proces acrocoracoid; ac – acetabulum; bi – tubercul al bicepsului; car – carenă sternală; ?cart – o posibilă prelungire cartilaginoasă a carenei sternale; cor – coracoid; cris – cristospin; f. o. – foramen obturator; f. tri. – foramen trioseum; furc – furcula; gl – fosa glenoidă; h – humerus; il – ilion; is – ischion; m – manubrium; p – pubis; pp – prepubis; sc – os scapular; st – stern; I-IV – degete (A după Hildebrand, modificat; B-C după Padian, 1983, din R. Carroll, 1988; D-E după Wild, 1978, din R. Carroll, 1988).

Clasificare. Pterosaurii sunt împărțiți în două subordine: Rhamphorhynchoidea și Pterodactyloidea.

Subordinul Rhamphorhynchoidea. Cuprinde pterosaurii mai primitivi, care au apărut în Triasicul superior și au fost comuni în Jurasic. Acești pterosauri păstrează o coadă lungă, gât scurt, maxilare puțin alungite și prevăzute cu dinți. Oasele metacarpiene sunt scurte. Cei mai mici erau de mărimea unei vrăbii iar cei mai mari ajungeau la circa 1,50 m lungime.

Peteinosaurus (Fig. 121-E) (Triasic superior, Europa). Este o formă primitivă cu craniul înalt, asemănător în multe privințe cu cel al primilor archosauri. Dinții sunt conici, asemănători între ei, adecvați unui regim alimentar insectivor.

Dimorphodon (Fig. 122-B) (Jurasic inferior, Europa). Avea circa 1 m lungime până la vârful cozii și anvergura aripilor de 75 cm; craniul, relativ mare, de 20 cm lungime, prezintă o fereastră preorbitară foarte mare. Dinții sunt de două feluri: mari în partea anterioară a fălcilor și mai mici în cea posterioară. *Dimorphodon* era, se pare, capabil de o locomoție terestră asemănătoare păsărilor.

Rhamphorhynchus (Fig. 122-A) (Jurasic superior, Europa, Africa). Măsura circa 40-60 cm lungime iar anvergura aripilor 1 m. Dinții, subțiri și ascuțiți, sunt înclinați înainte, caracter distinctiv al acestor archosauri carnivori. Coada era lungă și terminată printr-o parte lățită.

Subordinul Pterodactyloidea. Sunt pterosauri mai specializați, care în Jurasicul superior erau deja numeroși, ultimii dispărând la sfârșitul Cretacicului. Principalele caracteristici constau în reducerea puternică a cozii în același timp cu creșterea lungimii oaselor metacarpiene, a gâtului și a craniului. La acești pterosauri, fosele nazale și preorbitare, la unele și cele orbitare, se unesc într-o singură fosă mare. Dentiția variază mult ca dezvoltare la diferite genuri; la unii reprezentanți dinții se reduc treptat până la dispariția lor totală. Degetul al cincilea de la membrul inferior a dispărut. Ei au dat naștere celor mai mari vertebrate zburătoare din toate timpurile.

Pterodactylus (Jurasic superior, Europa) posedă dinți mărunți localizați numai la vârful ciocului; genul cuprinde peste 20 de specii de mărimi diferite, de la talia unei mierle la cea a unei gâște.

Pterodaustro (Fig. 122-C) (Cretacic inferior, America de Sud) are fălcile lungi, curbate în sus; pe falca inferioară se găsesc sute de dinți lungi, subțiri și deși, care funcționau, probabil, ca un filtru pentru reținerea micilor nevertebrate acvatice. Craniul măsoară 23 cm lungime. Anvergura aripilor era de 1,20 m.

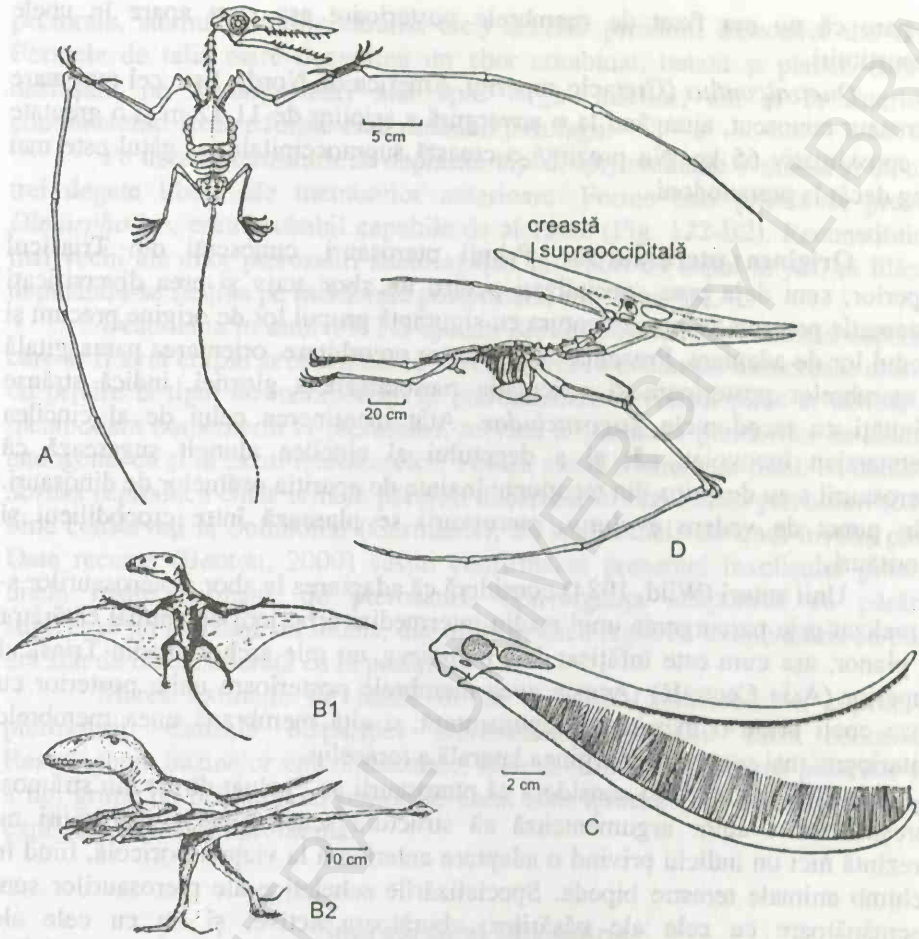


Fig. 122. Pterosauria. A – *Rhamphorhynchus,* Jurasic superior; B – *Dimorphodon,* Jurasic superior: în zbor (B1) şi cu postura ipotetică de deplasare bipedă pe uscat (B2); C – *Pterodaustro,* Cretacic inferior – craniul şi dinţii dispuşi în perie; D – *Pteranodon,* Cretacic superior – scheletul (A, C, D din V. H. Pough, 1996; B1 din D. Grigorescu, 1980; B2 după D. Norman, 1994).

Pteranodon (Fig. 122-D) (Cretacic superior, America de Nord). Este unul dintre cei mai mari pterosauri, având anvergura aripilor de 7-10 m şi o greutate de circa 17 kg. Ciocul, alungit, lipsit de dinţi, era contrabalansat posterior de o creastă supraoccipitală care servea şi la schimbarea direcţiei de zbor. La baza ciocului se dezvolta o guşă asemănătoare cu cea de la pelican. Membrele posterioare erau foarte scurte iar coada era rudimentară. Patagiumul

se pare că nu era fixat de membrele posterioare aşa cum apare în unele reconstituiri.

Quetzalcoatlus (Cretacic superior, America de Nord). Este cel mai mare pterosaur cunoscut, ajungând la o anvergură a aripilor de 11-12 m şi o greutate de aproximativ 65 kg. Nu prezintă o creastă supraoccipitală iar gâtul este mai lung decât la pteranodoni.

Originea pterosaurilor. Primii pterosauri, cunoscuţi din Triasicul superior, sunt deja prea specializaţi pentru un zbor activ şi prea diversificaţi sistematic pentru a se putea contura cu siguranţă grupul lor de origine precum şi modul lor de adaptare. Prezenţa unei ferestre preorbitare, orientarea parasagitală a membrelor posterioare şi articulaţia mesotarsală a gleznei, indică strânse afinităţi cu tecodontele *Lagosuchidae*. Atât menţinerea celui de al cincilea metatarsian încovoiat, cât şi a degetului al cincilea alungit sugerează că pterosaurii s-au desprins din tecodonte înainte de apariţia ordinelor de dinosauri. Din punct de vedere evolutiv, pterosaurii se plasează între crocodilieni şi dinosauri.

Unii autori (Wild, 1984) consideră că adaptarea la zbor a pterosaurilor s-a realizat prin parcurgerea unui stadiu intermediar arboricol de animal cătărător şi planor, aşa cum este înfăţişat *Sharovipteryx,* un mic archosaur din Triasicul superior (Asia Centrală). Acesta avea membrele posterioare unite posterior cu baza cozii printr-o membrană tegumentară; o altă membrană unea membrele anterioare, mai scurte, cu marginea laterală a toracelui.

K. Padian (1985) consideră că pterosaurii au evoluat direct din strămoşi tereştri. Acest autor argumentează că structura scheletului la pterosauri nu prezintă nici un indiciu privind o adaptare anterioară la viaţa arboricolă, fiind în schimb animale terestre bipede. Specializările scheletice ale pterosaurilor sunt asemănătoare cu cele ale păsărilor, zburătoare active, şi nu cu cele ale vertebratelor planoare. Luarea de înălţime era probabil o componentă esenţială a zborului la speciile cretacice de talie mare, ca şi la păsările mari actuale, dar acest lucru s-a realizat prin diminuarea frecvenţei bătăilor aripilor, în contrast cu speciile mici, primitive, şi creşterea anvergurii aripilor.

Paleoecologie. Pterosaurii au existat timp de circa 150 de milioane de ani; până în prezent, s-au descoperit aproape 90 de specii, pe toate continentele, cu excepţia Antarctidei. Majoritatea sunt cunoscuţi din depozite marine de mică adâncime, dar *Quetzalcoatlus* a fost găsit în sedimente formate la 400 km în interiorul uscatului. În ceea ce priveşte zborul, cercetările recente arată că acesta era posibil şi era chiar activ, batant. Mult timp s-a crezut că pterosaurii foloseau numai zborul planat cu ajutorul curenţilor de aer. Dar formele primitive de talie mică prezintă toate trăsăturile necesare unui zbor activ (structura centurii

pectorale, sternul puternic carenat etc.) necesar prinderii insectelor din zbor. Formele de talie mare dezvoltau un zbor combinat, batant şi planat, care se desfăşura pe distanţe mari atât spre largul mărilor, cât şi în interiorul continentelor. Aceste forme erau probabil ihtiofage.

Pe uscat, pterosaurii se deplasau biped, sprjinindu-se eventual şi cu cele trei degete libere ale membrelor anterioare. Forme mai primitive, precum *Dimorphodon*, erau probabil capabile de alergare (Fig. 122-B2). Reconstituirile mai vechi ale unor pterosauri stând agăţaţi în arbori cu capul în jos, ca liliecii, neputându-se susţine pe membrele posterioare, sunt depăşite.

Descrierea în anul 1971 a speciei *Sordes pilosus* din Jurasicul superior, care ar fi avut corpul acoperit cu un înveliş păros, a declanşat numeroase discuţii cu privire la tipul de metabolism al pterosaurilor. Învelişul pilos ar dovedi un metabolism homeoterm la pterosauri, servind la limitarea pierderilor de căldură endogenă, ca şi în cazul mamiferelor. Totuşi, există numeroase dubii că fosila de *Sordes* reproduce chiar urmele părului, deoarece, în cazul unor pterosauri foarte bine conservaţi la Solnhofen (Germania), nu sunt indicii ale unui înveliş pilos. Date recente (Benton, 2000) susţin confirmarea prezenţei învelişului pilos la unele fosile germane de pterosauri. Convergenţa adaptativă cu păsările sugerează un metabolism intens, dar nu ştim dacă reglarea temperaturii corpului era atât de bine elaborată ca la păsări.

Marea extincţie de faună de la sfârşitul Cretacicului a cuprins şi pterosaurii. Cauzele dispariţiei pterosaurilor nu sunt bine cunoscute. Restrângerea bazinelor epicontinentale, răcirea climei, dezvoltarea păsărilor sau a noi grupe de prădători ai puilor pe uscat sunt ipoteze care încearcă să aducă explicaţii la această problemă.

Supraordinul Dinosauria

Timp de 150 de milioane de ani, de la sfârşitul Triasicului şi până la sfârşitul Cretacicului, dinosaurii au dominat mediile terestre. Ei reprezintă grupul de reptile cu cel mai mare succes evolutiv, fiind comparabili cu mamiferele neozoice în diversitatea structurală şi larga răspândire geografică. Dinosaurii au cuprins cele mai mari animale de uscat care au trăit vreodată iar unele specii au egalat multe mamifere în privinţa ratei metabolice înalte şi a mărimii creierului.

Primul dinosaur care primeşte un nume în ştiinţă a fost *Megalosaurus*, descris şi denumit în Anglia, în 1824, de W. Buckland; la scurt timp, în 1825 este descris de G. Mantell genul *Iguanodon*. Ulterior, se fac numeroase

descoperiri în toată lumea, printre cei mai celebri „vânători" de dinosauri numărându-se americanii E. D. Cope (1840-1897) şi O. Ch. Marsh (1831-1899).

Termenul *dinosaur* a fost introdus de paleontologul englez R. Owen într-un raport publicat în 1842 asupra reptilelor fosile din Marea Britanie şi înseamnă „şopârle teribile" (gr. *deinos* - teribil; *sauros* - şopârlă). Dinosaurii lui Owen (*Megalosaurus, Iguanodon* şi *Hylaeosaurus*) se deosebesc de alte reptile printr-o serie de caractere anatomice legate în special de locomoţie, membrele fiind dispuse vertical sub corp ca la mamifere.

În anul 1887 paleontologul englez H. G. Seeley a împărţit dinosaurii în două mari grupe – *Saurischia* şi *Ornithischia* – mult timp considerându-se că termenul „dinosaur" desemnează un ansamblu artificial de reptile mari terestre mesozoice şi nu un grup natural de specii care descind dintr-un strămoş comun. Descoperirile ulterioare au arătat însă că dinosaurii reprezintă un grup monofiletic care au un strămoş comun biped, puţin diferenţiat, din Triasicul superior. Dinosaurii se clasifică şi în prezent după structura centurii pelviene în două ordine separate, dar ei reprezintă o unitate sistematică şi filogenetică.

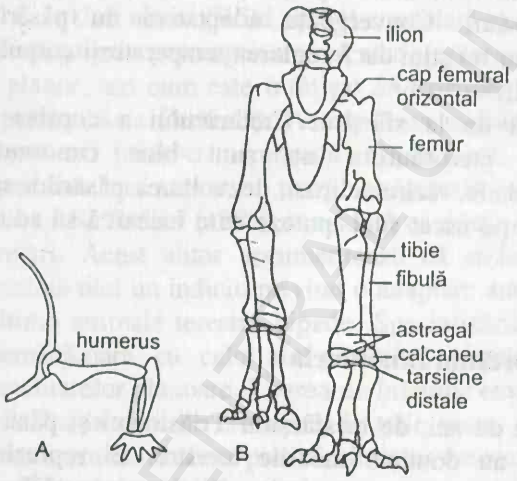


Fig. 123. Comparaţie între postura membrelor la reptilele primitive (A) şi la dinosauri (B). A – membrul anterior; B – membru posterior de *Tyrannosaurus*; la reptilele primitive membrele au stilopodul (humerus, femur) orientat orizontal; la dinosauri membrele posterioare au stilopodul orientat vertical (în plan parasagital), ca la păsări şi mamifere (B modificat după Osborn, 1916).

Toţi dinosaurii prezintă o serie de caractere comune care îi diferenţiază în cadrul archosaurilor, mai importante fiind următoarele:

- postura verticală a membrelor posterioare şi mişcarea lor în plan parasagital (Fig. 123-B);
- cavitatea acetabulară este profundă şi deschisă;
- femurul prezintă un cap de articulare bine diferenţiat, îndreptat antero-medial, care se articulează cu marginea dorsală a fosei acetabulare; capul femural se separă de corpul femural printr-un col (gât) femural;

- tarsul are o *articulaţie mesotarsală* (Fig. 124-B), planul principal de articulare trecând pe sub calcaneu şi astragal, particularitate care a favorizat mersul digitigrad;

- metatarsienele sunt alungite comparativ cu tecodontele;

- membrele posterioare au fost de la început mai dezvotate decât cele anterioare, favorizând mersul biped; ele au dezvoltate degetele II-IV, degetele I şi V fiind mult reduse.

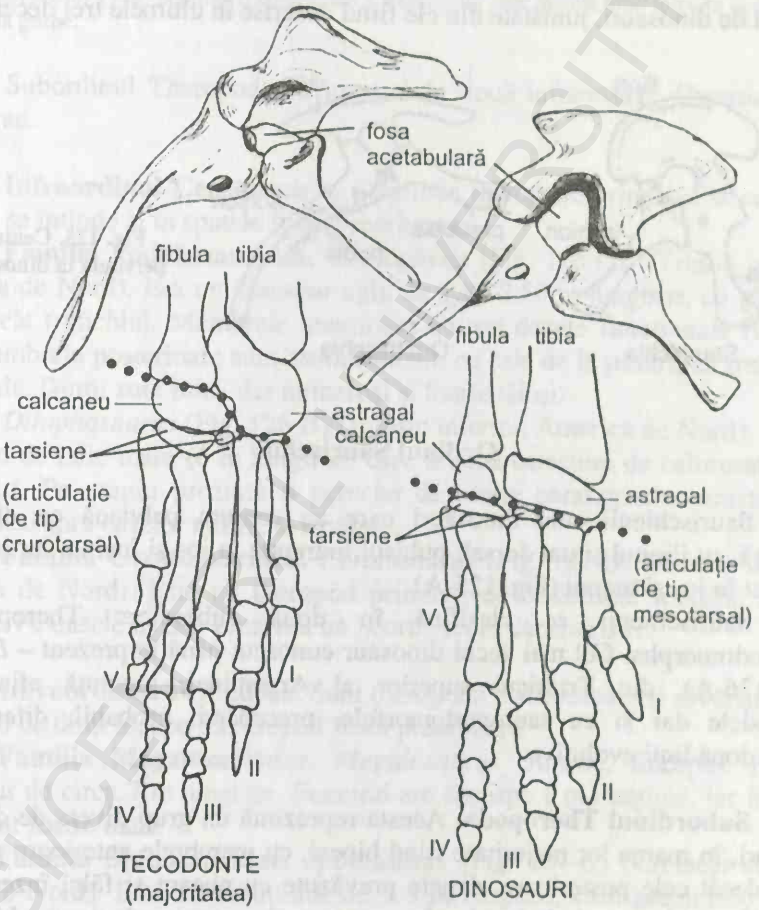


Fig. 124. Dinosauria. Diferenţele cele mai semnificative între tecodonte şi descendenţii lor dinosaurii în ceea ce priveşte caracteristicile fosei acetabulare şi ale tarsului (explicaţia în text) (după J. Bonaparte, 1993, modificat); I-V – degete; cu puncte este marcată linia de articulaţie a tarsului.

Cei mai vechi dinosauri sunt cunoscuți din Triasicul superior (Carnian mediu) al Americii de Sud, de unde provin și posibilii lor strămoși, tecodontele Lagosuchidae, cu care prezintă o serie de caractere comune. Dinosaurii s-au diversificat intens în timpul ultimelor 20 milioane ani ale Triasicului (Norian și Rhetian) eliminând, prin competiție, marea majoritate a reptilelor mamaliene, rhynchosaurilor și a archosaurilor bazali. Diferențierea între cele două ordine, Saurischia și Ornithischia, pare să se fi făcut rapid în evoluția dinosaurilor deoarece ambele grupe sunt prezente în Triasicul superior. Se cunosc peste 350 de specii de dinosauri, jumătate din ele fiind descrise în ultimele trei decenii.

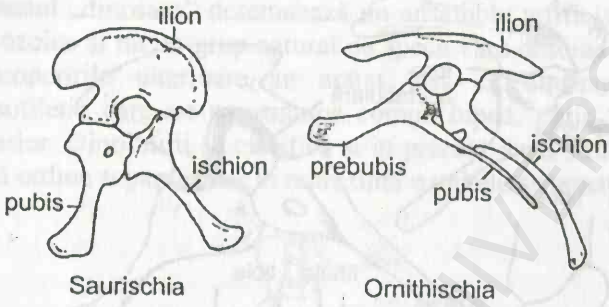


Fig. 125. Centura pelviană la dinosauri.

Ordinul Saurischia

Saurischienii sunt dinosauri care au centura pelviană cu dispoziție triradiară, cu ilionul situat dorsal, pubisul îndreptat în jos și înainte iar ischionul îndreptat în jos și înapoi (Fig. 125-A).

Saurischienii se clasifică în două subordine: Theropoda și Sauropodomorpha. Cel mai vechi dinosaur cunoscut până în prezent – *Eoraptor* (Fig. 126-A), din Triasicul superior al Argentinei, prezintă afinități cu theropodele dar și cu sauropodomorfele, precedând, probabil, diferențierea acestor două linii evolutive.

Subordinul Theropoda. Acesta reprezintă un grup divers de dinosauri carnivori, în marea lor majoritate fiind bipezi, cu membrele anterioare mult mai scurte decât cele posterioare, degete prevăzute cu gheare și fălci înzestrate cu dinți tăioși și crenelați (unele forme cretacice erau edentate). Membrele anterioare prezintă trei degete – I, II și III (la theropodul primitiv *Herrerasaurus* există și degetele IV și V dar reduse) (Fig. 176 – *Herrerasaurus*).

Dintre theropode este cunoscut şi un grup specializat la regimul erbivor – Familia Therizinosauridae – cu forme bipede la care membrele anterioare, tridactile, erau prevăzute cu gheare enorme de până la 70 cm lungime.

Dinosaurii theropozi au fost iniţial clasificaţi în două grupe: Coelurosauria şi Carnosauria, în special pe baza diferenţelor de talie şi proporţii. Termenul de carnosaur a fost aplicat celor mai mari dinosauri carnivori, care au craniul mare, disproporţionat faţă de corp, membrele anterioare relativ scurte. Celurosaurii ar cuprinde formele mai mici, cu craniu mai mic, relativ la lungimea trunchiului, membrele anterioare proporţional mai mari. Numeroase genuri, descrise după anul 1973, prezintă o combinare a trăsăturilor care înainte erau folosite la deosebirea celor două grupe.

Subordinul Theropoda se împarte în două infraordine: Ceratosauria şi Tetanurae.

Infraordinul Ceratosauria. Cuprinde theropode primitive la care şirul de dinţi se întinde şi în spatele fosei preorbitare.

Familia Podokesauridae. *Coelophysis* (Fig. 126-C) (Triasic superior, America de Nord). Era un dinosaur agil, de 1,80-2,50 m lungime, cu gâtul mai lung decât trunchiul. Membrele anterioare au trei degete funcţionale (II, III şi IV). Membrele posterioare sunt asemănătoare cu cele de la păsări, cu trei degete principale. Dinţii sunt mici, dar numeroşi şi foarte tăioşi.

Dilophosaurus (Fig. 126-B) (Jurasic inferior, America de Nord). Este un theropod de talie mare (6 m lungime) care îmbină caractere de celurosaur şi de carnosaur. Pe craniu prezintă o pereche de creste parasagitale caracteristice, situate deasupra oaselor nazale şi frontale.

Familia Ceratosauridae. *Ceratosaurus* (Fig. 127-B) (Jurasic superior, America de Nord). Este un theropod primitiv, de constituţie robustă, de 6 m lungime. Pe oasele nazale prezenta un „corn" scurt, caracteristic.

Infraordinul Tetanurae. Sunt theropode mai evoluate şi diversificate la care şirul de dinţi începe din dreptul fosei preorbitare.

Familia Megalosauridae. *Megalosaurus* (Jurasic, Europa). Este un carnosaur de circa 7 m lungime. Femurul are aproape 1 m lungime, iar fălcile şi dinţii sunt foarte mari.

Familia Spinosauridae. *Spinosaurus* (Fig. 127-C) (Cretacic superior, Africa de Nord). Este un carnosaur de 7-8 m lungime, care prezintă o creastă dorsală remarcabilă, formată din apofizele neurale ale vertebrelor trunchiului lungi de până la 2 m. Falca inferioară este alungită iar dinţii nu sunt comprimaţi sau crenelaţi, spre deosebire de alţi carnosauri.

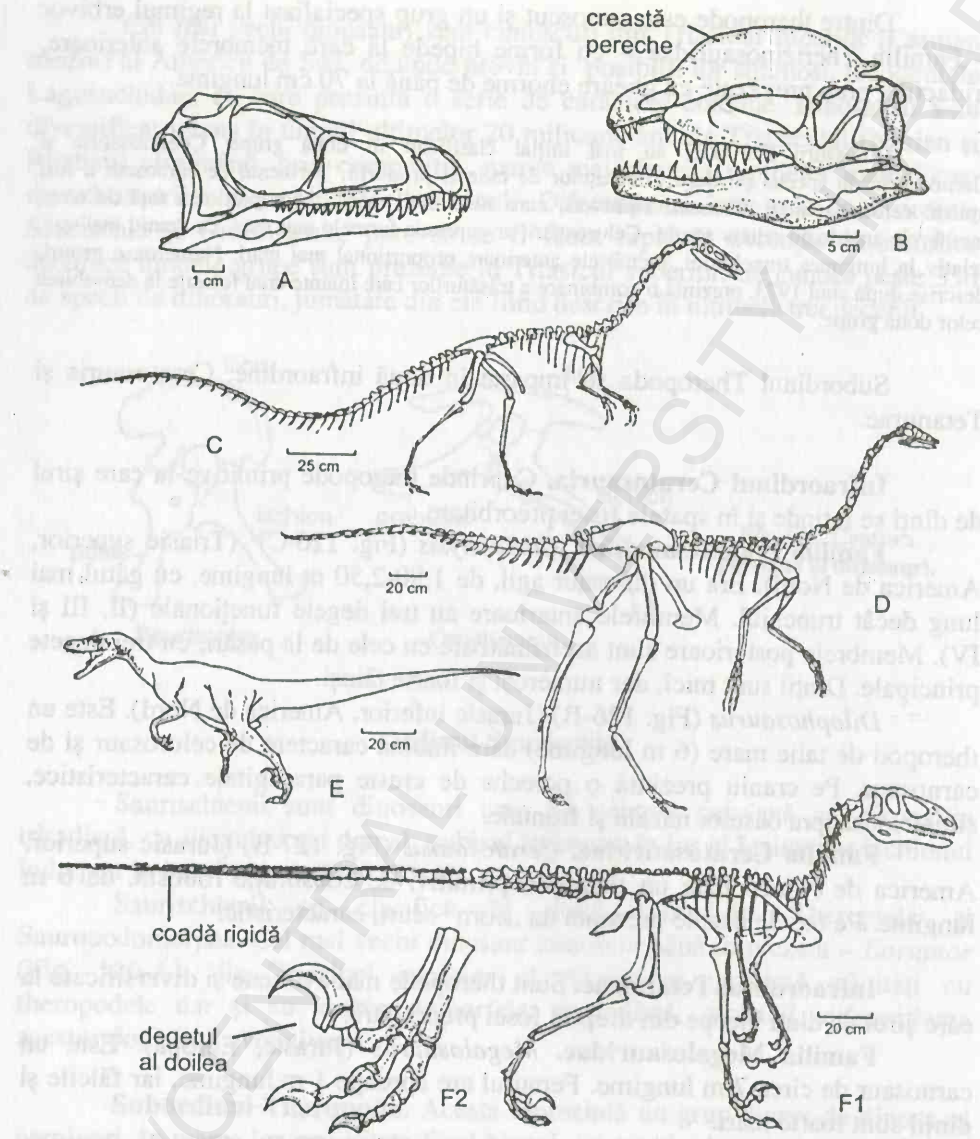


Fig 126. Theropoda. A – *Eoraptor*, Triasic superior; B – *Dilophosaurus*, Jurasic inferior; C – *Coelophysis*, Triasic superior; D – *Struthiomimus*, Cretacic superior; E – *Velociraptor* (reconstituire); F – *Deinonychus*, Cretacic superior (A, B, E şi F2 după E. Buffetaut, 1994; C după Ostrom, 1978; D după Russell, 1972, din R. Carroll, 1998; F1 după Ostrom, 1974, din R. Carroll, 1998).

Familia Allosauridae. *Allosaurus* (Fig. 127-A) (Jurasic superior, America de Nord, Cretacic inferior, Australia). Este un carnosaur de până la 12 m lungime, fiind cel mai mare dinosaur prădător din Jurasic. Craniul este înalt, comprimat lateral. Dinții sunt lungi, turtiți lateral și recurbați. Membrele anterioare sunt foarte scurte și tridactile; coada lungă. Formele cretacice de climă temperat-rece din Australia sunt de talie mică (până la 4-5 m lungime).

Familia Dromaeosauridae. *Deinonychus* (Fig. 126-F) (Cretacic inferior, America de Nord). Era un răpitor feroce, bun alergător, de 3 m lungime cu trăsături intermediare între cele de celurosauri și carnosauri. Craniul este relativ mare, dinții sunt puternici și zimțați. Trăsătura sa distinctivă este mărimea imensă a ghearei degetului al II-lea al membrului posterior. Această gheară, puternic arcuită, are 12 cm lungime și era ținută permanent în sus. Coada era menținută rigidă, în poziție orizontală, prin alungirea extremă a apofizelor vertebrelor.

Velociraptor (Fig. 126-E) (Cretacic superior, Mongolia) a fost un dromeosaurid de circa 1,80 m lungime, feroce, bun alergător. Degetul al doilea, împreună cu gheara sa erau foarte dezvoltate, servind la sfâșiatul prăzii. În Mongolia au fost găsite două schelete de *Velociraptor* alături de un schelet de *Protoceratops* care pare să fi constituit prada acestui răpitor.

Familia Tyrannosauridae. *Tyrannosaurus* (Fig. 127-D) (Cretacic superior, America de Nord). Este un carnosaur gigantic, de până la 14 m lungime și 5-6 m înățime. Craniul are 1,30 m lungime și este masiv construit; el se distinge prin forma parietalelor care formează o creastă sagitală ascuțită între fosele temporale superioare. Dinții, de forma unor pumnale, lungi de până la 15 cm și cu marginea zimțată, produceau o moarte rapidă victimei. Membrele anterioare sunt cel mai mult reduse, comparativ cu celelalte theropode (ele nu puteau atinge gura), și aveau numai două degete. Coada este lungă și puternică.

În ultimii ani s-au descoperit carnosauri gigantici, de mărimi apropiate celor ale genului *Tyrannosaurus* sau chiar puțin mai mari (*Carcharodontosaurus,* Africa de Nord, descoperit în 1996, probabil din Familia Allosauridae, și *Giganotosaurus,* America de Sud, descoperit în 1993, din Familia Abelisauridae).

Familia Compsognathidae. *Compsognathus* (Jurasic superior, Europa). Este unul dintre cei mai mici dinosauri (50-60 cm lungime și 3,5 kg greutate estimată), cunoscut din calcarele litografice ale Bavariei. Gâtul este relativ lung. Membrele anterioare prezintă numai două degete ca și gigantul *Tyrannosaurus*. Tibia este considerabil mai lungă decât femurul, metatarsienele sunt alungite, ceea ce sugerează o locomoție cursorială. Coastele ventrale sunt prezente. Scheletul de *Compsognathus* prezintă numeroase asemănări cu cel al primei

păsări cunoscute *Archaeopteryx* (contemporană cu el), fapt care indică strânsa legătură filogenetică dintre dinosauri şi păsări (Fig. 179-E).

Familia Oviraptoridae. *Oviraptor* (Cretacic superior, Mongolia). Este un celurosaur cu craniul foarte scurt şi edentat, prevăzut cu un cioc scurt dar puternic. Orbitele şi ferestrele sunt deosebit de mari. Plafonul cavităţii bucale prezintă muchii tăioase pentru zdrobitul cojii ouălor. Membrul anterior este tridactil cu degetul II foarte alungit.

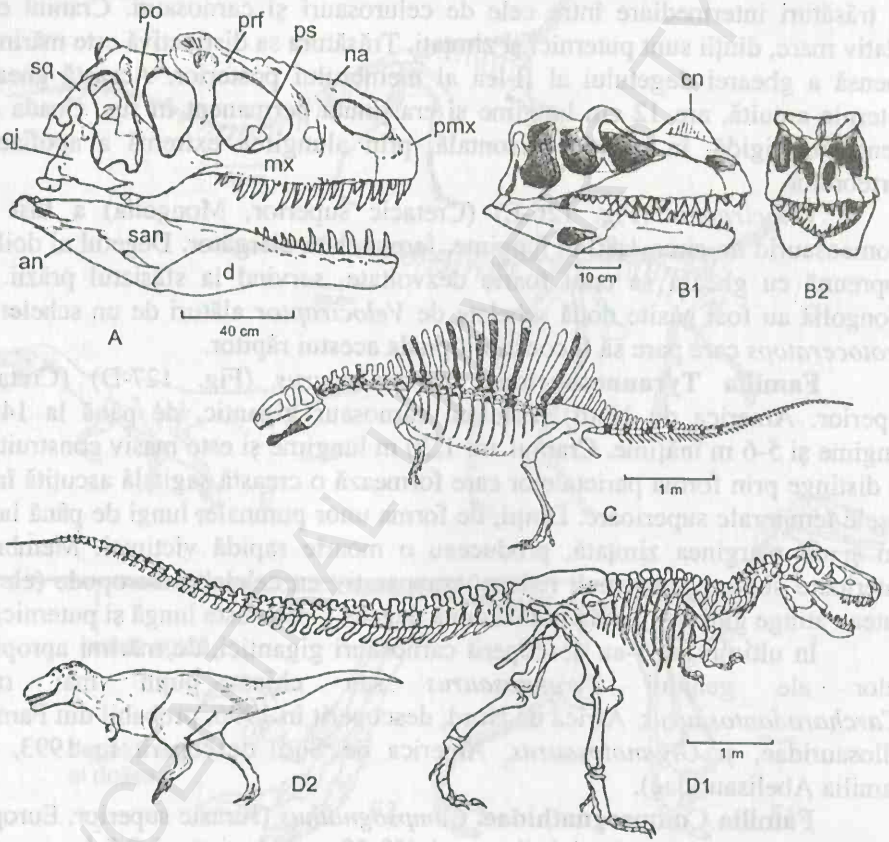


Fig. 127. Theropoda. A – craniul de *Allosaurus*, Jurasic superior; B – craniul de *Ceratosaurus*, Jurasic superior: B1 – lateral; B2 – frontal; C – *Spinosaurus*, Cretacic superior; D – *Tyrannosaurus*, Cretacic superior: D1 – scheletul; D2 – aspectul corpului reconstituit (A după Madsen, 1976, din R. Carroll, 1988; B după D. Lambert, 1998; C modificat după Stromer; D1 modificat după Osborn, 1916, în R. Carroll, 1988); an – angular; cn – „corn" nazal; d – dentar; mx – maxilar; na – nazal; pa – parietal; prf – prefrontal; pmx – premaxilar; po – postorbital; ps – parasfenoid; q – pătrat; qj – pătratojugal; san – supraangular; sq – scvamosal.

Familia Ornithomimidae. *Struthiomimus* (Fig. 126-D) (Cretacic superior, America de Nord). Este un celurosaur de 3 m lungime, asemănător struțului ca mărime și proporții. Se deosebește de alți dinosauri prin absența totală a dinților, maxilarele fiind învelite într-un cioc cornos asemenea păsărilor. Gâtul este lung iar capul este mai mic, comparativ cu trunchiul, decât la alți celurosauri. Orbitele și cutia craniană sunt foarte mari, raportul dintre mărimea creierului și greutatea corpului fiind apropiat de cel al păsărilor. Membrele anterioare sunt relativ foarte lungi și tridactile. Tibia este cu 20% mai lungă decât femurul iar metatarsienele sunt foarte lungi – caracteristici de bun alergător. Se hrănea, probabil, cu insecte, ouă, animale mici.

Marea extincție de la sfârșitul Cretacicului afectează și theropodele care dispar în totalitate. În locul lor au rămas descendenții lor direcți, păsările, care nu reprezintă altceva decât specializări extreme legate de zbor ale acestui grup de dinosauri.

Subordinul Sauropodomorpha. Cuprinde dinosauri în marea lor majoritate erbivori, patrupezi și de talie mare. Formele primitive sunt incluse în Infraordinul Prosauropoda iar cele mai evoluate în Infraordinul Sauropoda.

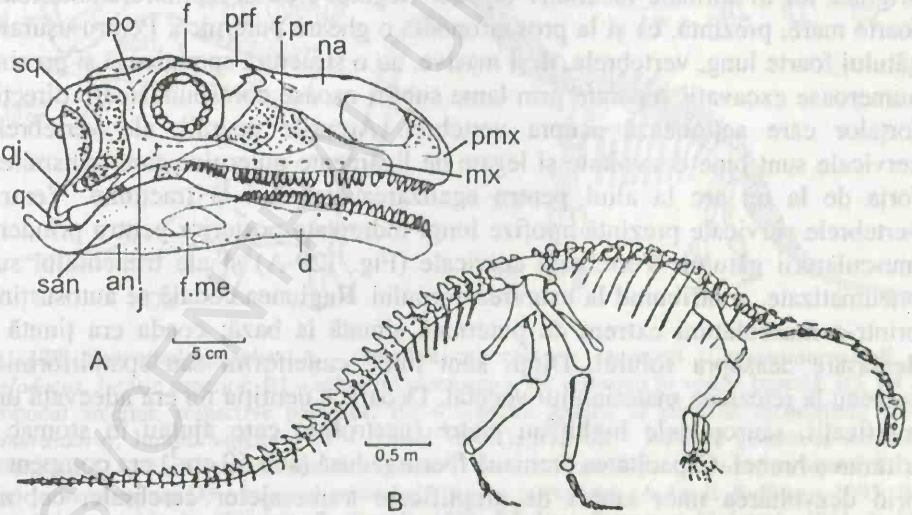


Fig. 128. Prosauropoda. *Plateosaurus*, Triasic superior. A – craniul văzut lateral; B – scheletul reconstituit (după Galton, din R. Carroll, 1988); an – angular; d – dentar; f – frontal; fme – fereatra mandibulară externă; fpre – fereastra preorbitară; mx – maxilar; na – nazal; pa – parietal; prf – prefrontal; pmx – premaxilar; po – postorbital; q – pătrat; qj – pătratojugal; san – supraangular; sq – scvamosal.

Infraordinul Prosauropoda. Prosauropodele, cunoscute din Triasic superior-Jurasic inferior, sunt dinosauri de talie mică şi mijlocie (1-7 m lungime) şi constituie un grup relativ omogen prin trăsăturile lor anatomice. Principalele caractere de prosauropod sunt: craniu mic, dentarul cu vârful curbat în jos, dinţi lanceolaţi cu coroana serată, gât lung cu 10 sau mai multe vertebre, la membrul anterior gheara degetului I mare iar degetele IV şi V fără gheare, lama iliacă scurtă.

Un gen reprezentativ este *Plateosaurus* (Fig. 128), Familia Anchisauridae, din Triasicul superior (Europa). Acest dinosaur, de circa 7 m lungime, are membrele anterioare mai scurte decât cele posterioare, capul mic, gâtul şi coada lungi. Dinţii de formă foliară, cu creneluri mari, indică un regim vegetarian. Articulaţia joasă a fălcii inferioare este asemănătoare cu cea de la reptilele mamaliene erbivore şi de la alţi dinosauri.

Infraordinul Sauropoda. Sauropodele cuprind cele mai mari animale de uscat cunoscute (de la 6 la peste 30 m lungime şi până la 12 m înălţime şi 80 de tone). Corpul este masiv, gâtul şi coada lungi, capul mic, picioarele puternice, columnare. La majoritatea sauropodelor, mai ales la cele primitive, membrele anterioare sunt considerabil mai scurte decât cele posterioare, ceea ce sugerează originea lor în animale facultativ bipede. Degetul I de la membrele anterioare, foarte mare, prezintă, ca şi la prosauropode, o gheară puternică. Pentru uşurarea gâtului foarte lung, vertebrele, deşi masive, au o structură spongioasă şi prezintă numeroase excavaţii separate prin lame subţiri osoase corespunzătoare direcţiei forţelor care acţionează asupra vertebrei. Arcurile neurale ale vertebrelor cervicale sunt bine dezvoltate şi legate de ligamente puternice care transmiteau forţa de la un arc la altul pentru egalizarea stresului la tracţiune. Ventral, vertebrele cervicale prezintă apofize lungi îndreptate posterior pentru prinderea musculaturii gâtului. Vertebrele cervicale (Fig. 129-A) şi ale trunchiului sunt pneumatizate, contribuind la uşurarea corpului. Regiunea codală se autosusţinea printr-o musculatură extrem de puternică situată la bază; coada era ţinută în deplasare deasupra solului. Dinţii sunt mici, cuneiformi sau spatuliformi şi serveau la retezarea materialului vegetal. Deoarece dentiţia nu era adecvată unei masticaţii, sauropodele înghiţeau pietre (gastrolite) care ajutau în stomac la triturarea hranei. Capacitatea craniană foarte redusă (sub 50 cm^3) era compensată prin dezvoltarea unor centri de amplificare a mesajelor cerebrale, cel mai important dintre aceştia aflându-se în regiunea sacrală, ale cărei vertebre aveau canalul medular foarte voluminos.

Până în prezent se cunosc aproape 50 de genuri de sauropode, din Triasicul superior (*Riojasaurus,* America de Sud) şi până la sfârşitul Cretacicului.

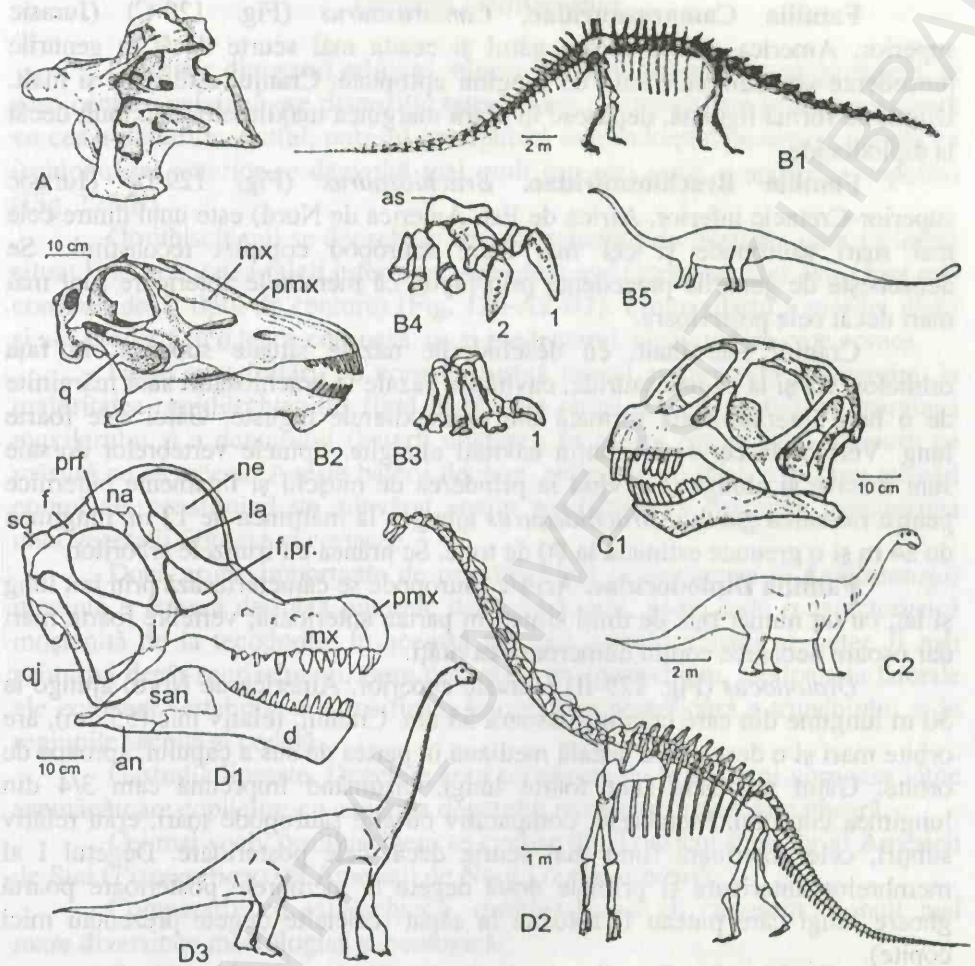


Fig. 129. Sauropodomorpha. A – vertebră cervicală de sauropod (*Camarasaurus*); B – *Diplodocus*, Jurasic superior: B1 – scheletul reconstituit; B2 – craniul în vedere laterală; B3, B4 – acropodul anterior, respective posterior; B5 – aspectul general al corpului reconstituit; C – *Camarasaurus*, Jurasic superior; C1 – craniul văzut lateral; C2 – aspectul general al corpului reconstituit; D – *Brachiosaurus*, Jurasic superior-Cretacic inferior: D1 – craniul văzut lateral; D2 – scheletul reconstituit; D3 – aspectul general al corpului reconstituit (A din E. Buffetaut, 1993; B1 după Osborn şi Mook, 1921, din R. Carroll, 1988; B2 după Ostrom şi McIntosh, 1966, în M. Benton, 2000; B3, B4 după Coombs, 1975, în M. Benton, 2000; C1 după Osborn şi Mook, 1921, modificat; D1 după Lapparant şi Lavocat, 1955; D2 din E. Buffetaut, 1993; B5, C2, D3 modificat după Ph. Whitfield, 1991); an – angular; as – astragal; d – dentar; f – frontal; f. pr. – fereastra preorbitară; mx – maxilar; na – nazal; ne – narină externă; prf – prefrontal; pmx – premaxilar; q – pătrat; qj – pătratojugal; san – supraangular; sq – scvamosal; 1, 2 – degete.

Familia Camarasauridae. *Camarasaurus* (Fig. 129-C) (Jurasic superior, America de Nord) are gâtul şi coada mai scurte decât la genurile precedente iar membrele sunt de lungimi apropiate. Craniul este scurt şi înalt. Dinţii, de formă ligulată, depăşesc în afară marginea maxilarelor mai mult decât la diplodocide.

Familia Brachiosauridae. *Brachiosaurus* (Fig. 129-D) (Jurasic superior-Cretacic inferior, Africa de Est, America de Nord) este unul dintre cele mai mari sauropode şi cel mai mare sauropod complet reconstituit. Se deosebeşte de genurile precedente prin faptul că membrele anterioare sunt mai mari decât cele posterioare.

Craniul este înalt, cu deschiderile nazale situate superior, în faţa orbitelor. Ca şi la camarasauride, cavităţile nazale la brachiosauri sunt mărginite de o bară internarineală formată din premaxilarele înguste. Gâtul este foarte lung. Vertebrele cervicale conţin cavităţi alungite. Spinele vertebrelor dorsale sunt masive şi alungite, servind la prinderea de muşchi şi ligamente puternice pentru ridicarea gâtului. *Brachiosaurus* ajungea la înălţimea de 12 m, lungimea de 24 m şi o greutate estimată la 80 de tone. Se hrănea cu frunzele arborilor.

Familia Diplodocidae. Aceste sauropode se caracterizează prin bot lung şi lat, cu un număr mic de dinţi situaţi în partea anterioară; vertebre foarte mari dar uşoare deoarece conţin numeroase cavităţi.

Diplodocus (Fig. 129-B) (Jurasic superior, America de Nord) ajunge la 30 m lungime din care craniul măsoară 55 cm. Craniul, relativ mic (55 cm), are orbite mari şi o deschidere nazală mediană în partea de sus a capului, aproape de orbite. Gâtul şi coada sunt foarte lungi, însumând împreună cam 3/4 din lungimea corpului. Membrele, comparativ cu alte sauropode mari, erau relativ subţiri, cele anterioare fiind mai scurte decât cele posterioare. Degetul I al membrelor anterioare şi primele două degete la membrele posterioare poartă gheare lungi care puteau fi folosite la săpat (celelalte degete prezentau mici copite).

Apatosaurus (= *Brontosaurus*) (Jurasic superior, America de Nord) este un diplodocid de 18-20 m lungime. Corpul este mai robust decât la *Diplodocus,* gâtul şi coada mai scurte, membrele mai groase şi fălcile mai mult comprimate dorso-ventral.

În ultimii ani au fost găsite resturi sporadice de sauropode mai mari decât *Brachiosaurus* care ar fi putut depăşi 36 m lungime şi 100 de tone greutate (*Seismosaurus, Supersaurus,* în America de Nord şi *Argentinosaurus* în America de Sud) şi 15 m înălţime (*Ultrasaurus,* America de Nord). La sfârşitul Cretacicului, sauropodele au dispărut definitiv.

Ordinul Ornithischia

Cuprinde dinosauri erbivori, bipezi (formele primitive) sau patrupezi, la care centura pelviană are dispoziție tetraradiară, asemănătoare prin convergență cu cea a păsărilor. Astfel, pubisul (postpubis) este îndreptat posterior, paralel cu ischionul iar anterior se dezvoltă mai mult sau mai puțin o apofiză (prepubis) (Fig. 125-B).

Ornithischienii se deosebesc de saurischieni prin prezența unui os impar situat la extremitatea fălcii inferioare – *predentarul* (acest caracter este chiar mai constant decât tipul de centură) (Fig. 130-A2-B2). Premaxilarul a pierdut dinții și s-a acoperit cu o teacă cornoasă, ca și predentarul, alcătuind un cioc cornos.

Dinții sunt foliari, cu coroana turtită lateral și crenelată pe margini, la majoritatea ornithischienilor fiind dispuși în șiruri situate medial pe marginea maxilarului și a dentarului (baterii dentare), în cadrul cărora erau înlocuiți pe măsură ce se toceau. Aceste baterii dentare, acționate de fălci, executau mișcări complexe, constituind un adevărat aparat masticator ce permitea consumarea unei vegetații fibroase și coriacee.

Două grupe importante de ornithischieni (*Stegosauria* și *Ankilosauria*) prezintă o armură dermică puternic dezvoltată care, poate, este o caracteristică moștenită de la tecodonte. În această privință, ornithischienii ar putea fi mai primitivi decât saurischienii. Spre deosebire de saurischieni, tendoanele laterale ale coloanei vertebrale erau osificate în regiunea posterioară a trunchiului și în regiunile sacrală și codală.

Gastralia lipsește. Degetele erau prevăzute cu formațiuni cornoase lățite asemănătoare copitelor, cu excepția degetului mare care prezenta o gheară.

Cei mai vechi ornithischieni se cunosc din Triasicul superior al Americii de Sud (*Pisanosaurus*) și Americii de Nord (*Technosaurus*).

Comparativ cu saurischienii, ornithischienii au cunoscut o mult mai mare diversitate morfologică și ecologică.

Ornithischienii se clasifică în cinci subordine: Ornithopoda, Stegosauria, Ankilosauria, Pachycephalosauria și Ceratopsia.

Subordinul Ornithopoda. Cuprinde cel mai mare număr de reprezentanți ai ornithosuchienilor (circa 80 de specii), fiind cunoscuți din intervalul Triasic inferior-Cretacic superior. Membrele anterioare sunt mai scurte decât cele posterioare. Formele cele mai mici se pare că erau în principal bipede iar cele de talie mare erau alternativ bipede și patrupede.

Familia Fabrosauridae. *Fabrosaurus* (= *Lesothosaurus*) (Fig. 130-A) (Jurasic inferior, Africa de Sud). Era un animal suplu, de talie mică (1 m), cu

postură bipedă şi capul mic; oasele membrelor sunt subţiri. Premaxilarele prezintă dinţi iar fereastra preorbitară este redusă.

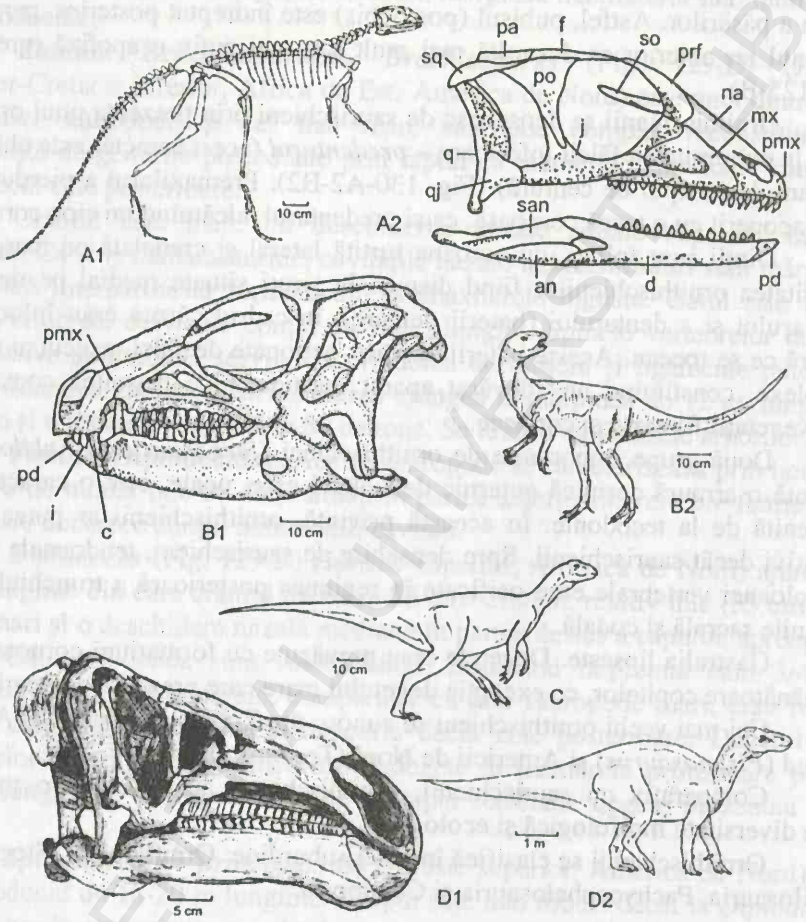


Fig. 130. Ornithischia. A – *Fabrosaurus*, Jurasic inferior: A1 – scheletul; A2 – craniul văzut lateral; B – *Heterodontosaurus*, Jurasic inferior: B1 – craniul văzut lateral; B2 – reconstituirea corpului; C – *Hypsilophodon*, Jurasic superior-Cretacic inferior, reconstituirea corpului; D – *Iguanodon*, Cretacic inferior: D1 – craniul văzut lateral; D2 – reconstituirea corpului şi a posturii în timpul mersului (A1 după Thulborn, 1970, A2 după Thulborn, 1972, din R. Carroll, 1988; B1 din E. Buffetaut, 1993; D1 după L. Davitaşvili, 1956; B2, C, D2 modificat după Ph. Whitfield, 1991); an – angular; c – „canini"; d – dentar; f – frontal; i – „incisivi"; j – jugal; mx – maxilar; na – nazal; pd – predentar; po – postorbital; prf – prefrontal; pmx – premaxilar; q – pătrat; qj – pătratojugal; san – supraangular; so – supraorbital; sq – scvamosal.

Familia Heterodontosauridae. *Heterodontosaurus* (Fig. 130-B) (Jurasic inferior) avea circa 1 m lungime şi postură bipedă. Dentiţia prezintă o diferenţiere specifică: pe falca superioară se află o pereche de „canini" fixaţi în partea posterioară a premaxilarului, şi nu pe maxilare, în partea lor anterioară, ca la amniotele primitive şi la mamifere. Caninii inferiori sunt fixaţi pe dentar şi pătrund cu vârful într-o diastemă situată în urma caninului superior. Dinţii posteriori (12 pe fiecare maxilar) au o coroană înaltă, fiind probabil capabili de a măcina materialul vegetal. Articulaţia fălcii inferioare se află sub nivelul şirului de dinţi – caracter convergent cu alţi dinosauri erbivori şi cu reptilele mamaliene (creşte durata şi forţa muşcăturii).

Familia Hypsilophodontidae. *Hypsilophodon* (Fig. 130-C) (Jurasic superior-Cretacic inferior) era o formă bipedă şi bună alergătoare, de talie mică (1,20 m lungime). Craniul este mic (15 cm lungime), fereastra preorbitară mai mare decât la fabrosauride; premaxilarul prezintă dinţi.

Familia Iguanodontidae. *Iguanodon* (Fig. 130-D) (Cretacic inferior) era un ornithopod de talie mare (până la 10 m lungime). Craniul este alungit (de 65 cm lungime) şi comprimat lateral; pe laturile maxilarelor se dispun numeroşi dinţi spatuliformi, cu coroana largă, comprimată şi denticulată. Dinţii se înlocuiau în timpul vieţii prin alte două-trei serii de dinţi preformaţi în alveole. Premaxilarele sunt lipsite de dinţi. Membrele anterioare sunt mult mai scurte decât cele posterioare şi prezintă cinci degete din care primul are forma unui pinten ascuţit; degetele II-IV poartă mici copite. Membrele posterioare, puternice, se termină cu trei degete prevăzute cu gheare. Iguanodonii aveau o postură patruped-bipedă, partea din faţă a corpului echilibrându-se cu coada bine dezvoltată. Peste spinele neurale ale vertebrelor trunchiului şi ale cozii se întindeau tendoane osificate. Iguanodonii se hrăneau cu frunzele şi mugurii arborilor. Trăiau în turme şi se deplasau, se pare, atât patruped cât şi biped. La Bernissart (Belgia) a fost descoperit un depozit fosilifer cu 29 schelete de *Iguanodon bernissartensis,* aproape toate complete.

Iguanodontidele reprezintă un grup parafiletic, un stadiu de dobândire progresivă a caracterelor de hadrosaur.

Familia Hadrosauridae. Cunoscuţi şi sub denumirea de „dinosauri cu cioc de raţă", hadrosaurii au fost cele mai evoluate ornithopode. Ei au apărut la sfârşitul Cretacicului inferior şi au cunoscut o mare dezvoltare în Cretacicul superior. Hadrosaurii erau dinosauri de talie mare (8-12 m lungime), cu postură patruped-bipedă sau bipedă; Fălcile, lăţite şi aplatizate dorso-ventral, sunt asemănătoare unui cioc de raţă. Maxilarele prezintă la interior şiruri suprapuse de dinţi, astfel încât dinţii din şirul activ să poată fi înlocuiţi de dinţi noi. Dinţii sunt mici, foliari, cu muchiile smălţuite şi foarte numeroşi (până la 2000). Fălcile executau mişcări laterale de masticaţie. Un asemenea aparat dentar (Fig. 132-A)

sugerează faptul că hadrosaurii se hrăneau cu material vegetal dur (frunze şi ramuri de gimnosperme şi angiosperme) şi duceau o viaţă terestră, nu semiacvatică cum s-a crezut mult timp.

După morfologia craniului, se deosebesc două feluri de hadrosauri: cu cap aplatizat şi cu cap prevăzut cu creste mai mult sau mai puţin dezvoltate (Fig. 131). La formele cu capul plat (Hadrosaurinae), oasele nazale nu sunt mărite în mod deosebit (Fig. 131-B; Fig. 132-B); regiunea nazală putea fi acoperită cu pliuri ale ţesuturilor moi ce puteau fi umflate cu aer, prin închiderea valvelor nazale, servind probabil la emiterea de sunete puternice.

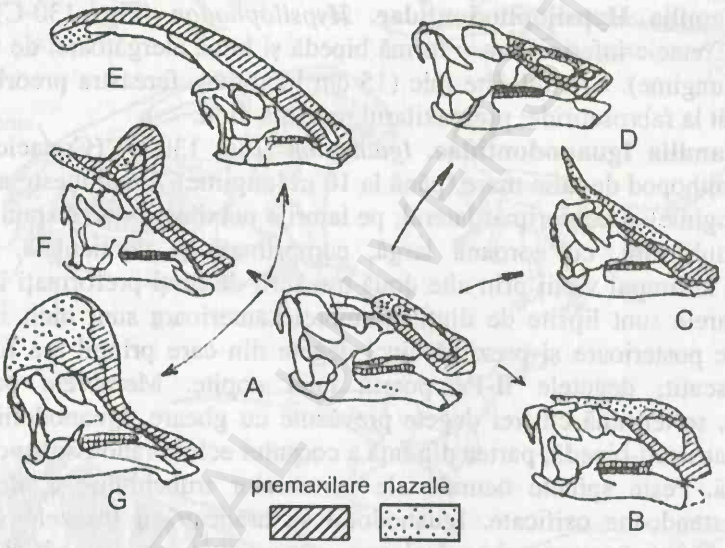


Fig. 131. Formarea crestelor cefalice la hadrosauri (B-G) prin participarea oaselor premaxilare şi nazale. A – *Kritosaurus*, lipsit de creastă; B – *Brachylophosaurus*; C – *Saurolophus*; D – *Edmontosaurus*; E – *Parasaurolophus*; F – *Lambeosaurus*; G – *Corythosaurus* (modificat după Hopson, 1975, în M. Benton, 2000).

La formele cu creste (Lambeosaurinae), oasele premaxilare, nazale şi frontale se dezvoltă în sus, formând o proeminenţă ce se întinde peste bolta craniană (Fig. 131-C, E-G; Fig. 132-C-D). În acest ultim caz, căile nazale sunt dirijate în sus, până la extremitatea crestei, şi apoi în jos până la nările interne. Rolul crestelor cu trasee aeriene este divers interpretat: camere rezonatoare pentru emiterea de sunete de joasă frecvenţă necesare în comunicarea din cadrul turmelor, dimorfism sexual etc. Gâtul este mai lung şi flexibil (cu mai multe vertebre cervicale) decât la iguanodontide.

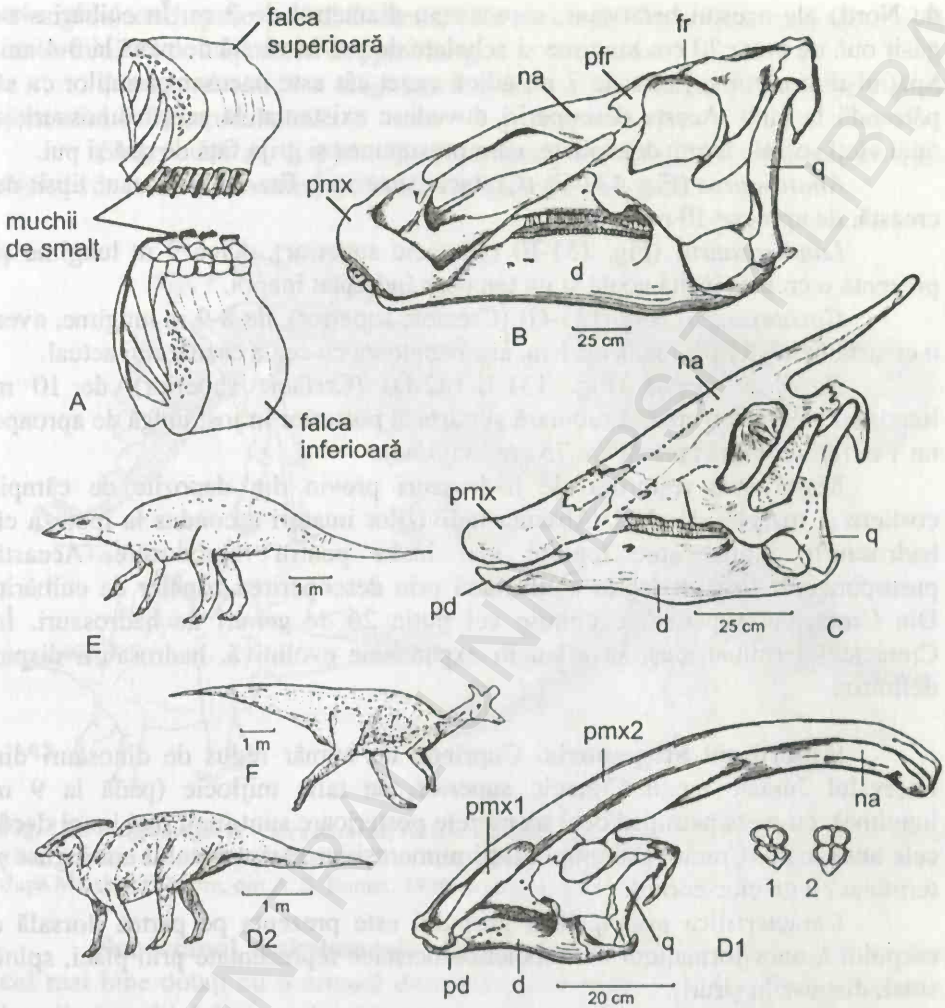


Fig. 132. Hadrosauridae, Cretacic superior. A – bateriile dentare la hadrosauri; B – craniu de *Edmontosaurus regalis*; C – craniu de *Saurolophus angustirostris*; D – *Parasaurolophus walkeri;* D1 – craniu şi secţiune prin creastă: 1 – creasta deformată prin fosilizare şi 2 – reconstituită; D2 – postura corpului; E – *Anatosaurus*, postura corpului; F – *Lambeosaurus*, postura corpului (A după R. Bakker, 1989; B după Lambe, C după Rojdestvenskii, D1 după Lull şi Wright, din J. Piveteau, 1959; E, F modificat după Ph. Whitfield, 1991); d – dentar; fr – frontal; na – nazal; pd – predentar; pmx – premaxilar; q – pătrat.

Maiasaura (Cretacic superior) este lipsit de creastă şi avea 6 m lungime. În anul 1978, J. Horner a descoperit o mulţime de cuiburi în Montana (America

de Nord) ale acestui hadrosaur, care aveau diametrul de 3 m. În cuiburi s-au găsit ouă de circa 20 cm lungime şi schelete de pui în vârstă de până la 3-4 ani. Spaţiul dintre cuiburi este de 7 m, adică exact cât este necesar părinţilor ca să pătrundă la cuib. Aceste descoperiri dovedesc existenţa, la aceşti dinosauri, a unei vieţi sociale foarte dezvoltate, care presupunea şi grija faţă de ouă şi pui.

Anatosaurus (Fig. 132-E) (Cretacic superior). Era un hadrosaur lipsit de creastă, de aproape 10 m lungime.

Lambeosaurus (Fig. 131-F) (Cretacic superior). Avea 9 m lungime şi prezenta o creastă înaltă goală şi un ţep osos îndreptat înapoi.

Corithosaurus (Fig. 131-G) (Cretacic superior), de 8-9 m lungime, avea o creastă hemisferică, înaltă de 1 m, asemănătoare cu cea a cazuarului actual.

Parasaurolophus (Fig. 131-E-132-D) (Cretacic superior), de 10 m lungime, prezenta o creastă tubulară şi curbată posterior în jos, lungă de aproape un 1 m (craniul fără creastă are 75 cm lungime).

Majoritatea resturilor de hadrosauri provin din depozite de câmpii costiere şi margini de râuri. Absenţa indivizilor imaturi a condus la ipoteza că hadrosaurii migrau spre regiuni mai înalte pentru reproducere. Această presupunere a fost pe deplin confirmată prin descoperirea zonelor de cuibărit. Din Cretacicul superior se cunosc cel puţin 26 de genuri de hadrosauri. În Cretacicul terminal, deşi se aflau în expansiune evolutivă, hadrosaurii dispar definitiv.

Subordinul Stegosauria. Cuprinde un număr redus de dinosauri din intervalul Jurasic mediu-Cretacic superior, de talie mijlocie (până la 9 m lungime), cu mers patruped deşi membrele posterioare sunt mult mai lungi decât cele anterioare. Craniul este mic, dinţii numeroşi iar vârful botului era îngust şi terminat cu un cioc cornos.

Caracteristica principală a grupului este prezenţa pe partea dorsală a corpului a unor formaţiuni exoscheletice dermice reprezentate prin plăci, spini, solzi, dispuse în şiruri.

Kentrosaurus (Fig. 133-B) (Jurasic superior, Africa). Avea 5 m lungime; pe partea dorsală a corpului, în prima jumătate a lui, se găsea un şir dublu de plăci osoase înguste care se continua, în cealaltă jumătate, până la vârful cozii, cu spini lungi de până la 60 cm.

Stegosaurus (Fig. 133-A) (Jurasic superior, America de Nord). Este genul cel mai cunoscut şi mai mare din acest grup, ajungând la 6-9 m lungime. Craniul (Fig. 133-A2), aplatizat şi îngust, este foarte mic şi prevăzut cu o mică fosă supratemporală. Dinţii, crenelaţi, sunt foarte mici. Dorsal, din spatele capului până spre vârful cozii, animalul prezenta două şiruri de plăci

triunghiulare dispuse probabil altern; cele mai mari aveau 1 m lungime. Coada se termină cu două perechi de spini lungi.

Armura dermică a stegosaurilor servea la apărare şi, mai ales, spinii puternici de la capătul cozii.

Stegosaurii au dispărut în prima parte a Cretacicului superior, cu mult înainte de extincţia în masă de la sfârşitul acestei perioade.

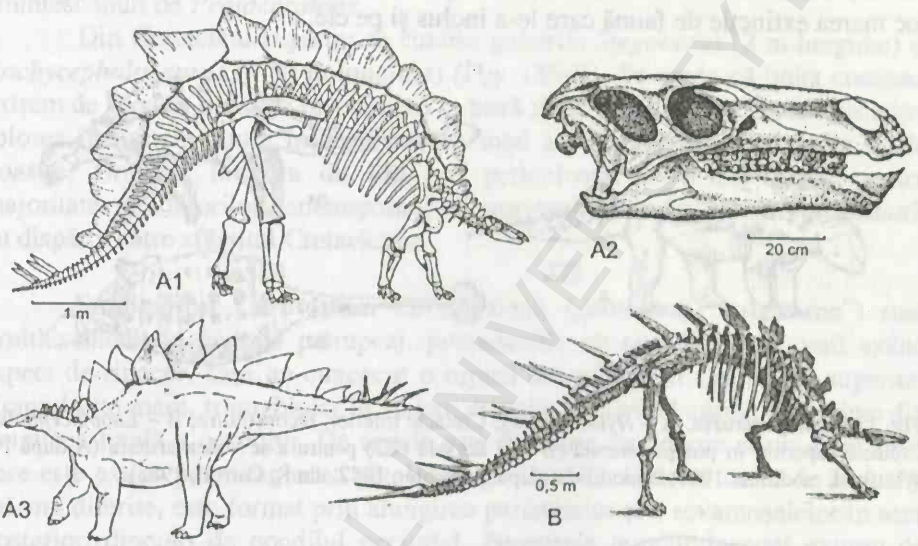


Fig. 133. Stegosauria. A – *Stegosaurus*, Jurasic superior: A1 – scheletul reconstituit; A2 – craniul văzut lateral; A3 – postura corpului; B – *Kentrosaurus aethiopicus*, Jurasic superior (A1 şi A2 după Marsh şi Gilmore, din A. S. Romer, 1966; B după Janensch, din A. S. Romer, 1955).

Subordinul Ankylosauria. Dintre toţi dinosaurii, ankilosaurii au fost cel mai bine dotaţi cu o armură dermică osoasă care acoperea craniul, spatele, laturile trunchiului şi coada. Armura era formată dintr-un mozaic de plăci mici poligonale între care se găseau plăci mai mari şi spini. Craniul este alungit (*Edmontonia*) sau de formă triunghiulară (*Ankilosaurus*). Erau animale patrupede cu membre robuste şi stilopodul orientat în poziţie aproape orizontală. Sunt semnalaţi la sfârşitul Jurasicului dar dezvoltarea cea mai mare au cunoscut-o în Cretacicul superior.

Familia Nodosauridae. *Hylaeosaurus* (Fig. 134-A) (Cretacic inferior). Avea circa 6 m lungime. Armura era presărată cu nişte bumbi osoşi iar pe părţile laterale şi deasupra cozii erau spini ascuţiţi dispuşi în şiruri.

Familia Ankilosauridae. *Ankilosaurus* (Cretacic superior), de 10 m lungime, este numit pe bună dreptate, „reptilă tanc". Craniul are forma unui triunghi echilateral. Armura, formată din plăci osoase ovale, era prevăzută cu şiruri de ţepi care acopereau trunchiul şi coada. Spre deosebire de nodosauride, la această familie este caracteristică prezenţa la capătul cozii a unor prutuberanţe osoase ovoidale, masive, care serveau la lovirea cu putere a prădătorilor (Fig. 134-B). Ankilosauridele sunt cunoscute până în Cretacicul terminal, când a avut loc marea extincţie de faună care le-a inclus şi pe ele.

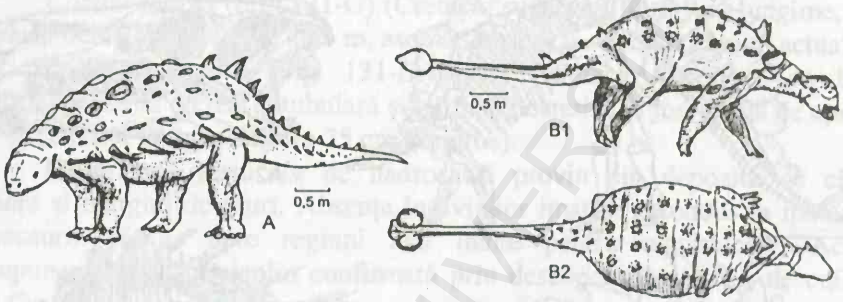


Fig. 134. Ankylosauria. A – *Hylaeosaurus*, Cretacic inferior, reconstituire; B – *Euoplocephalus*, Cretacic superior, în poziţie laterală (B1) şi dorsală (B2) pentru a se vedea armura (A după Ph. Whitfield, modificat 1991; B modificat după Carpenter, 1982, din R. Carroll, 1988).

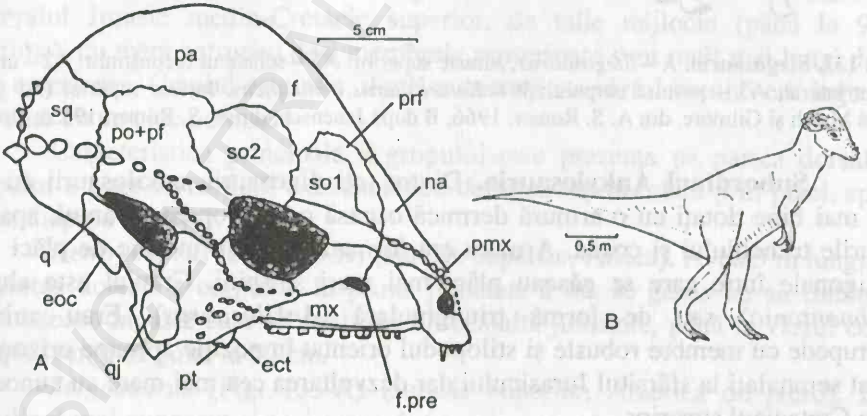


Fig. 135. Pachycephalosauria, Cretacic superior. A – craniu de *Prenocephale*; B – *Pachycephalosaurus*, reconstituire (A după Maryanska şi Osmolska, 1974, din R. Carroll, 1988); ect – ectopterigoid; eoc – exoccipital; f – frontal; fpre – fereastra preorbitară; j – jugal; mx – maxilar; na – nazal; pa – parietal; pmx – premaxilar; po+pf – postorbital + postfrontal; pt – pterigoid; q – pătrat; qj – pătratojugal; so1 şi so2 – supraorbitale; sq – scvamosal.

Subordinul Pachycephalosauria. Pachicephalosaurii sunt un grup de ornithischieni bipezi, de talie mică şi mijlocie, cunoscuţi numai din Cretacic. Ei se caracterizează prin îngroşarea extraordinară a oaselor craniene, şi în special a frontoparietalului, care are formă de dom (Fig. 135-A), ajungând la remarcabila grosime de 25 cm. Deşi craniul prezintă o imensă boltă, creierul era foarte mic. Dinţii, dispuşi pe un singur rând, au coroana în formă de frunză şi smălţuită pe ambele feţe. Forma generală a vertebrelor dorsale şi dispoziţia centurii pelviene amintesc mult de *Protoceratops*.

Din Cretacicul superior se cunosc genurile *Stegoceras* (2 m lungime) şi *Pachycephalosaurus* (4,50 m lungime) (Fig. 135-B). Se crede că bolta craniană extrem de groasă, care era înconjurată la bază şi de proeminenţe osoase ascuţite, folosea în luptele dintre masculi într-un mod asemănător berbecilor din zilele noastre. Oricum, lovitura de cap era periculoasă, dacă nu fatală, pentru majoritatea prădătorilor contemporani acestor ornithischieni. Pachicephalosaurii au dispărut către sfârşitul Cretacicului.

Subordinul Ceratopsia. Ceratopsienii („dinosaurii cu coarne") sunt ornithischieni, în general patrupezi, pentadactili, cu corpul masiv, unii având aspect de rinocer, care au cunoscut o rapidă dezvoltare în Cretacicul superior. Craniul este mare, triunghiular în vedere dorsală, măsurând aproape o treime din lungimea totală a corpului. De regulă este înzestrat cu coarne şi un guler osos care este extins peste regiunea gâtului (Fig. 136-F2). Gulerul osos, de forme şi mărimi diferite, este format prin alungirea parietalelor şi a scvamosalelor în sens posterior, dincolo de condilul occipital. Ferestrele temporale sunt extrem de mici. Fălcile sunt turtite lateral spre capăt, formând un cioc cornos. Dinţii, numeroşi, sunt dispuşi pe oasele maxilare în baterii dentare. Orificiile nazale au o poziţie superioară. Cele mai multe genuri de ceratopsieni au fost descoperite în America de Nord.

În acest subordin sunt cuprinse trei familii: Psittacosauridae, Protoceratopsidae şi Ceratopsidae.

Familia Psittacosauridae. Psitacosauridele, apărute în Cretacicul inferior, erau forme de talie mică, lipsite de guler osos, dar care puteau prezenta, un corn nazal (este cazul unei singure specii), cu locomoţie preponderent bipedă, mai puţin patrupedă. Tibia este mai lungă decât femurul, ceea ce sugerează o locomoţie cursorială. Ciocul cornos, bine dezvoltat, este asemăntor cu un cioc de papagal.

Psittacosaurus (Fig. 136-A) (Cretacic superior, Mongolia) ajungea la 2,50 m lungime; fosa preorbitară este aproape închisă.

Familia Protoceratopsidae. Protoceratopsidele sunt forme mai evoluate decât psitacosauridele, de 0,60-3,0 m lungime, posedând un guler osos încă puţin

B.C.U. „M. EMINESCU" IAŞI

dezvoltat iar coarnele nazale sunt absente sau puţin dezvoltate. Sunt cunoscute din Asia Centrală (*Microceratops, Protoceratops*) şi America de Nord (*Leptoceratops*).

Microceratops (fig. 136-B) (Cretacic superior, China) este cel mai mic protoceratopsian cunoscut (0,60 cm lungime). Era un animal biped cu constituţie suplă, fiind probabil un bun alergător (oasele gambei sunt de două ori mai lungi decât cele ale coapsei). Descoperirea acestui gen dovedeşte că la origine ceratopsienii au fost animale bipede, de talie mică.

Protoceratops (Fig. 136-C) (Cretacic superior, Mongolia), de 2,80 m lungime, prezintă guler osos dar este lipsit de coarne. Tibia este mai lungă decât femurul, ca la psitacosauri, ceea ce sugerează că alerga repede şi este posibil ca la viteză maximă să fi adoptat o postură bipedă. Recent, au fost descoperite în Australia resturi de *Protoceratops* vechi de 120 de milioane de ani, cu aproape 40 de milioane de ani mai vechi decât protoceratopsidele cunoscute, ceea ce înseamnă că aria de răspândire a ceratopsienilor primitivi era foarte vastă iar apariţia lor mai timpurie.

Familia Ceratopsidae. Ceratopsidele erau animale mari, patrupede, redutabile în faţa marilor prădători. Gulerul osos este foarte bine dezvoltat, uneori fiind perforat de deschideri mari; la cornul nazal se pot adăuga şi două coarne supraorbitare. Gulerul osos, pe lângă rolul de apărare, este posibil să fi reprezentat şi o expresie a dimorfismului sexual. Studiul centurilor şi membrelor, prevăzute cu copite, arată că erau animale bune alergătoare, asemenea rinocerilor.

Monoclonius (Fig. 136-D) (Cretacic superior, America de Nord), de 5 m lungime, prezintă un singur corn nazal lung şi uneori curbat.

Styracosaurus (Fig. 136-E) (Cretacic superior, America de Nord), de 5 m lungime, este unicorn şi se distige prin excrescenţele osoase lungi, comparabile cu nişte coarne, care se află pe marginea gulerului osos.

Triceratops (Fig. 136-F) (Cretacic superior, America de Nord) este cel mai mare dinosaur cu coarne, ajugând la o lungime de 7,50-9,0 m (şi probabil o masă de 8-9 tone), din care craniul are peste 2 m lungime. Prezintă trei coarne, două supraorbitare, de circa 1,50 m lungime şi un corn nazal, mai redus.

La sfârşitul Cretacicului, triceratopşii trăiau încă în turme mari iar dentiţia era bine adaptată la noua vegetaţia ierboasă uscată (graminee) din spaţiile deschise. În partea finală a Cretacicului superior, aflaţi încă în ascensiune evolutivă, ceratopsienii au dispărut definitiv, din motive încă discutabile, fiind printre ultimii reprezentanţi ai lumii dinosaurilor.

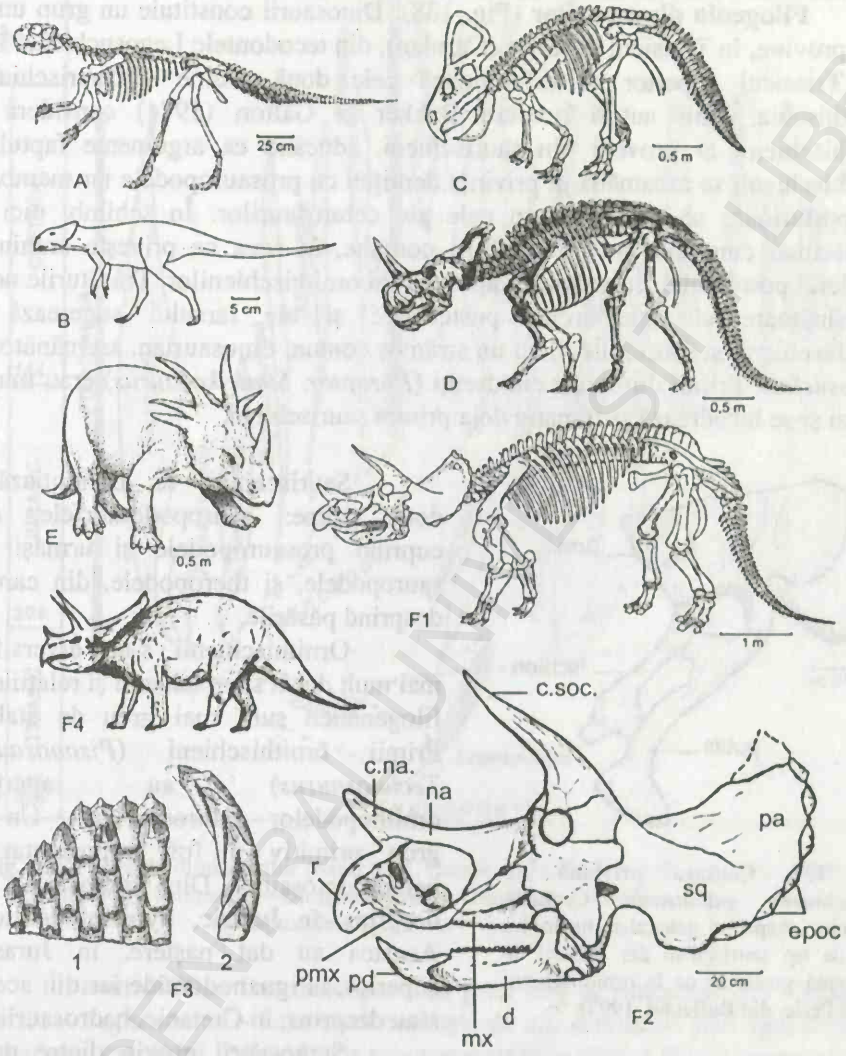


Fig. 136. Ceratopsia, Cretacic superior. A – *Psittacosaurus*; B – *Microceratops*; C – *Protoceratops*; D – *Monoclonius nasicornus*; E – *Styracosaurus*; F – *Triceratops prorsus*: F1 – scheletul reconstituit; F2 – craniul văzut lateral; F3 – baterie dentară pe falca inferioară (*T. flabellatus*): 1 – vedere lingual; 2 – vedere posterioară; F4 – reconstituirea corpului (A din E. Buffetaut, 1993; B după Johnson, 2000; C după Lull şi Marsh, din E. Hanganu şi colab., 1983; D după Brown, din J. Piveteau, 1955; E din F. H. Pough, 1996; F1 după Stahl, 1974, din E. Hanganu şi colab., 1983; F2 după Marsh şi Hatcher, din J. Piveteau, 1955; F3 după Hatcher, din J. Piveteau, 1955); c. na – corn nazal; c. soc – corn supraoccipital; d – dentar; epoc – epoccipital; mx – maxilar; na – nazal; pa – parietal; pd – predentar; pmx – premaxilar; sq – scvamosal.

Filogenia dinosaurilor (Fig. 138). Dinosaurii constituie un grup unitar care provine, în Triasicul superior (Carnian), din tecodontele Lagosuchidae. Încă din Triasicul superior se diferenţiază cele două ordine – Saurischia şi Ornithischia. Unii autori precum Bakker şi Galton (1974) consideră că ornithischienii ar proveni din saurischieni, aducând ca argumente faptul că ornithischienii se aseamănă în privinţa dentiţiei cu prosauropodele iar membrele lor posterioare se aseamănă cu cele ale celurosaurilor. În schimb, nici un saurischian cunoscut nu are trăsături comune, în ceea ce priveşte craniul şi scheletul postcranial, cu strămoşii apropiaţi ai ornithischienilor. Trăsăturile noi şi asemănătoare ale membrelor posterioare şi ale tarsului sugerează că ornithischienii şi saurischienii au un strămoş comun, dinosaurian, asemănător cu *Lagosuchus*. Primii dinosauri cunoscuţi (*Eoraptor, Staurikosaurus*) erau mici şi bipezi şi se încadrează sistematic deja printre saurischieni.

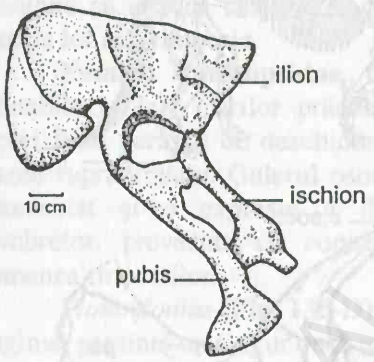


Fig. 137. Centura pelviană de *Segnosaurus galbinensis*, Cretacic superior. Aspectul general al bazinului este de tip saurischian dar pubisul se îndreaptă posterior ca la ornithischieni (după Perle, din Buffetaut, 1993).

Saurischienii se diferenţiază în două grupe: sauropodomorfele, care cuprind prosauropodele şi urmaşii lor sauropodele, şi theropodele, din care se desprind păsările.

Ornithischienii s-au diversificat mai mult decât saurischienii şi relaţiile lor filogenetice sunt mai greu de stabilit. Primii ornithischieni (*Pisanosaurus, Technosaurus*) au aparţinut ornithopodelor Fabrosauridae. Un alt grup primitiv a fost reprezentat de heterodontosauri. Din fabrosauri s-au desprins, în Jurasic, hypsilofodontidele. Acestea au dat naştere, în Jurasicul superior, la iguanodontide iar din acestea s-au desprins, în Cretacic, hadrosaurii.

Stegosaurii provin dintre primii ornithischieni şi au dat naştere, în Cretacic, la ankilosauri. Asemănările anatomice şi morfologice dintre aceste două grupe de dinosauri cuirasaţi sunt mari, de aceea sunt clasificaţi de către unii autori într-un ordin comun numit *Thyreophora*. Ceratopsienii sunt înrudiţi cu pachicephalosaurii prin intermediul psitacosaurilor, care apar la începutul Cretacicului.

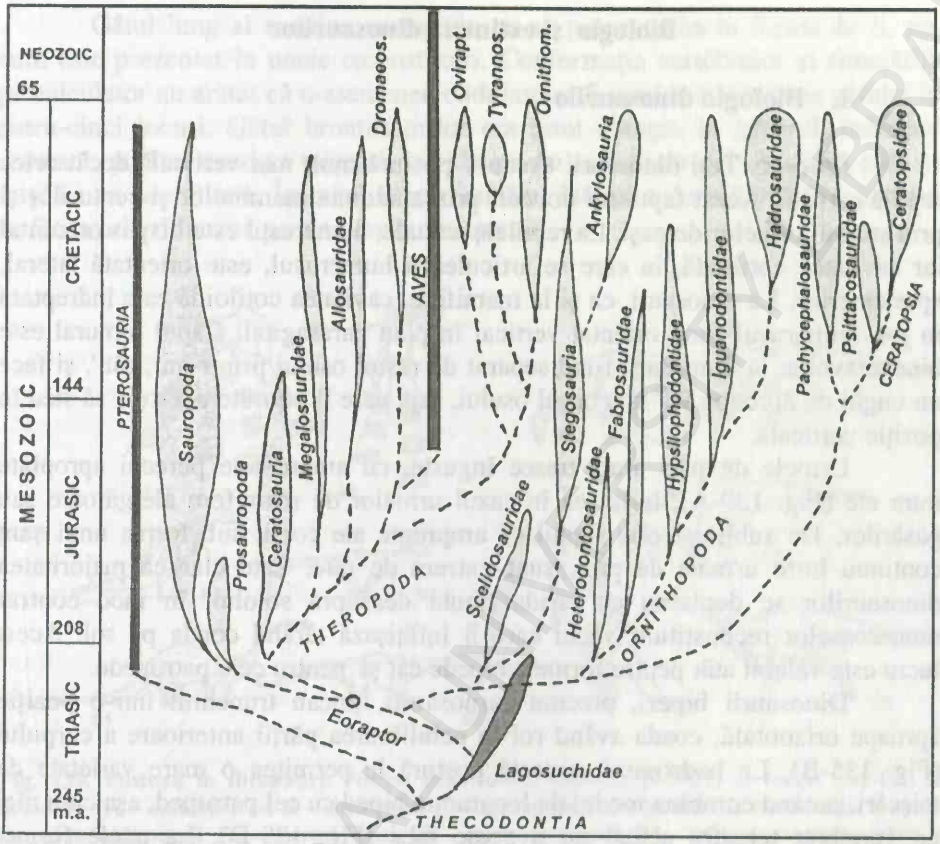


Fig. 138. Filogenia dinosaurilor (bazat pe R. Carroll, 1988; Loeuff şi E. Buffetaut, 1993, M. Benton, 2000); Dromaeos. – Dromaeosauridae; Ornithom. – Ornithomimidae; Ovirapt. – Oviraptoridae; Tyrannos. – Tyrannosauridae.

În anul 1980, a fost descoperit un grup nou de dinosauri din Cretacicul superior – *Segnosauria* – care se deosebeşte de alţi dinosauri prin specializările pelvisului şi craniului. Pubisul este orientat posterior (Fig. 137) iar premaxilarele sunt lipsite de dinţi, ca la ornithischieni. Dar predentarul, care este un caracter esenţial al ornithischienilor, lipseşte. Membrele au o structură primitivă asemănătoare cu cea a prosauropodelor. Segnosaurii (*Segnosaurus, Erlikosaurus*) sunt dinosauri de talie mică, bipezi. Prin caracterele lor, segnosaurii nu se aseamănă cu dinosaurii cretacici ci, mai curând, cu cei din Triasicul superior. Încadraţi iniţial într-un infraordin aparte, segnosaurii sunt recent ataşaţi la Therizinosauria, un grup aberant de theropode cretacice (înrudite cu tyranosauridele) specializate la regimul vegetarian.

Biologia şi extincţia dinosaurilor

1. Biologia dinosaurilor

Postura. Toţi dinosaurii aveau o postură mult mai verticală decât orice reptilă actuală. Acest fapt este dovedit prin anatomia membrelor şi centurilor şi prin studiul urmelor de paşi. La reptilele actuale, humerusul este dispus orizontal iar cavitatea cotiloidă, în care se articulează humerusul, este orientată lateral, spre exterior. La dinosauri, ca şi la mamifere, cavitatea cotiloidă este îndreptată în jos, humerusul fiind orientat vertical în plan parasagital. Capul femural este bine dezvoltat la dinosauri, fiind separat de restul osului printr-un „gât", şi face un unghi de aproape 90^0 cu corpul osului, fapt care îi permite acestuia să stea în poziţie verticală.

Urmele de paşi arată trasee înguste, cu amprentele perechi apropiate între ele (Fig. 139-A), la fel ca în cazul urmelor de mamifere alergătoare sau păsărilor. De subliniat este faptul că amprente ale cozii, sub forma unui şanţ continuu între urmele de paşi, sunt extrem de rare. Este clar că majoritatea dinosaurilor se deplasau cu coada ţinută deasupra solului, în mod contrar numeroaselor reconstituiri vechi care îi înfăţişază târând coada pe sol. Acest lucru este valabil atât pentru formele bipede cât şi pentru cele patrupede.

Dinosaurii bipezi, precum carnosaurii, ţineau trunchiul într-o poziţie aproape orizontală, coada având rol în echilibrarea părţii anterioare a corpului (Fig. 135-B). La hadrosauri, această postură le permitea o mare varietate de mişcări, putând combina modul de locomoţie biped cu cel patruped, aşa cum nici un vertebrat terestru actual nu o poate face (Fig. 139-D). La unele forme, apofizele foarte alungite ale vertebrelor codale sau un sistem de tendoane osificate asigurau rigiditatea cozii şi uşurau menţinerea sa în poziţie orizontală. Dintre formele patrupede, chiar şi sauropodele erau capabile să-şi ţină coada imensă deasupra solului, graţie puternicii musculaturi de la baza cozii (Fig. 139-C). Dinosaurii patrupezi, cu membrele posterioare mai lungi decât cele anterioare (brontosauri, stegosauri etc.), erau capabili să se ridice pe picioarele din spate, sprijinindu-se pe coadă (Fig. 140). Aceşti dinosauri au spinele vertebrale înalte deasupra centurii pelviene, astfel încât muşchii spatelui şi ligamentele aveau o puternică bază de prindere în timpul ridicării corpului. Bazinul de la brontosauri este foarte mare iar vertebrele codale sunt de formă triunghiulară – caractere pe care le găsim la cangur, animal care se sprijină frecvent pe membrele posterioare şi pe coadă. Stegosaurii aveau ligamente deasupra apofizelor neurale ale vertebrelor care funcţionau ca un cablu tractor în timpul ridicării pe picioarele din spate.

Gâtul lung al marilor sauropode nu se putea curba în formă de S, aşa cum este prezentat în unele reconstituiri. Conformaţia vertebrelor şi simulările pe calculator au arătat că o asemenea ondulare ar fi produs fracturarea gâtului în patru-cinci locuri. Gâtul brontosaurilor era ţinut alungit, în general, îndreptat spre sol, putând executa mişcări de ridicare cu o curbare principală la bază şi mişcări de lateralitate. În cazul brontosaurilor, înălţarea considerabilă a capului se făcea prin ridicarea pe picioarele din spate.

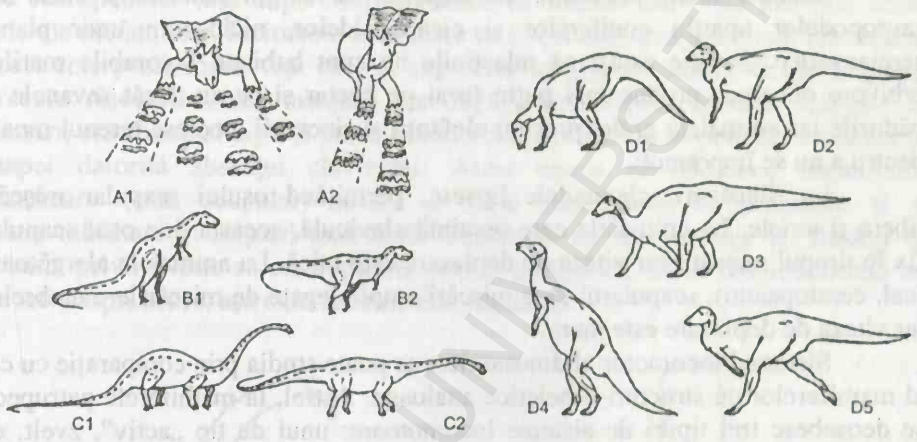


Fig. 139. Postura la dinosauri. Posturi reconstituite incorect (A1-C1) şi corect (A2-C2) la dinosauri (A – ceratopsieni; B – theropode; C – sauropode); D – postura la hadrosauri: D1 – în timpul hrănirii pe sol; D2 – mersul biped; D3 – mersul patruped; D4 – hrănirea cu plante aflate la înălţime; D5 – în timpul alergatului) (A după R. Bakker, 1989, B, C – original; D (din D. Lambert, 1998).

Locomoţia. Mult timp s-a crezut că marii dinosauri, de zeci de tone greutate, nu şi-ar fi putut susţine corpul pe uscat. Ca urmare, ei au fost reconstituiţi ca animale semiacvatice, precum hipopotamii de astăzi. Cercetarea atentă a scheletului a arătat că marile sauropode erau perfect adaptate la viaţa pe teren tare şi împădurit, chiar neavând adaptări pentru viaţa semiacvatică.

Un animal masiv semiacvatic este hipopotamul. Acesta are picioare scurte, gâtul scurt şi gros, capul lung, abdomenul lăţit pe flancuri şi mult lăsat în jos, ceea ce nu îi afectează agilitatea în imersiune, dar îl stânjeneşte pe uscat. Rinocerul indian, adaptat la viaţa în mlaştini şi smârcuri, are corpul lăsat, picioarele mai scurte şi abdomenul mai lăsat decât rinocerul african care trăieşte în savană. De asemenea, la hipopotam, animal semiacvatic, lungimea degetelor este mai mare decât la rinocer.

Față de cele prezentate, sauropodele aveau corpul scurt, compact, pieptul lat, picioare înalte, asemenea proboscidienilor. Lungimea degetelor la brontosauri este, proporțional, redusă, indiciu al vieții pe teren tare. Gâtul lung al sauropodelor servea la culesul frunzelor din coroanele înalte ale arborilor și nu la ținutul capului deasupra apei pentru a respira. O asemenea adaptare se remarcă și la *Indricotherium* (rinocer gigantic cu gâtul lung din Oligocen), girafe, cămile sau elefanți; la aceștia din urmă, trompa ține loc de gât lung în timpul hrănirii cu frunzișul copacilor.

Plantele fosile provenite din depozite ce conțin schelete și urme ale sauropodelor aparțin coniferelor și cicadopsidelor, nicidecum unor plante semiacvatice. Se știe astăzi că mlaștinile nu sunt habitate favorabile marilor erbivore deoarece produc mai puțin furaj pe hectar și pe an decât savanele și pădurile iar animalele grele, precum elefanții și rinocerii, ocolesc terenul moale pentru a nu se împotmoli.

La dinosauri, claviculele lipsesc, permițând osului scapular mișcări libere și ample. La animalele care prezintă claviculă, aceasta ține osul scapular fix în timpul mișcării iar viteza de deplasare este mică. La animalele alergătoare (cal, ceratopsieni), scapularul face mișcări ample legate de mișcările membrelor iar viteza de deplasare este mare.

Sistemul locomotor al dinosaurilor se poate studia prin comparație cu cel al mamiferelor cu structuri scheletice analoage. Astfel, la mamiferele patrupede se deosebesc trei tipuri de sisteme locomotoare: unul de tip „activ", zvelt, ce permite realizarea de viteze mari; altul de tip „pilier", capabil să suporte o greutate mare și o deplasare la viteză mai mică, și unul intermediar (R. Bakker, 1989).

În cursul mișcărilor de tip lent (tipul pilier), stilopodul (humerus, femur) se balansează mai mult în față decât în spate, pe când zeugopodul (radius, ulna, respectiv tibia, peroneul) flectează relativ puțin. În consecință, picioarele sunt ținute mai drept decât la tipul activ. La sauropode, sistemul locomotor este de tip pilier, foarte asemănător cu cel al proboscidienilor. Similitudinile între scheletul picioarelor de elefant și cel de brontosaur sunt evidente, ajungându-se până la nivel de detalii ale articulației labei sau genunchiului.

Carnosaurii au configurația centurii pelviene și a piciorului de tip alergător. Osul ilion este foarte alungit și oferă o mare suprafață de inserție musculară pentru extensorul coapsei care se prinde de creasta cnemială a tibiei, asemenea piciorului alergător de la păsări. Toate animalele bune alergătoare (bovide, girafide, rinoceri) au creasta cnemială bine dezvoltată. Chiar și marile sauropode sau ceratopsienii (Fig. 141) aveau creasta cnemială mai bine dezvoltată decât cea a elefanților.

Celurosaurienii prezintă aceeaşi stuctură a piciorului cursorial de la păsări, putând alerga foarte repede. Ca şi la păsări, oasele lor erau goale la interior iar vertebrele aveau aceeaşi construcţie. Studiul urmelor de paşi ale dinosaurului *Coelophysis* din Triasic arată că în mers putea atinge viteza de 6,4 km/h iar în alergare 64 km/h, o viteză foarte mare pentru un prădător din acele timpuri.

Ceratopsienii erau construiţi după modelul rinocerilor (tipul intermediar). Picioarele erau de tip pilier dar articulaţiile erau mai flexibile decât ale sauropodelor (aşa după cum picioarele rinocerilor sunt mai flexibile decât cele ale elefanţilor). Picioarele anterioare de la ceratopsieni sunt mult mai scurte decât cele posterioare, fapt care ar sugera că aceştia nu puteau alerga în galop precum rinocerii. Acest neajuns era depăşit prin faptul că osul scapular al centurii era foarte alungit şi putea executa ample mişcări de pendulare înainte şi înapoi datorită absenţei claviculei. Acest adaos la lungimea membrelor anterioare (osul scapular) oferea o forţă mai mare de propulsie şi o manevrabilitate în mişcări mai bună. Concluzia pe care o trage R. Bakker în această privinţă este că ceratopsienii puteau galopa cu 40-50 km/h, accelera de pe loc şi opri brusc, aşa cum fac caii sau rinocerii.

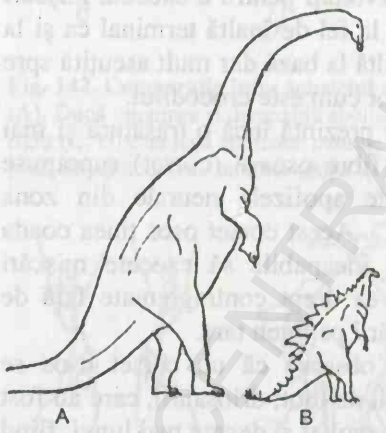


Fig.140. Postura erectă la brontosauri (A) şi stegosauri (B) (bazat pe R. Bakker, 1989).

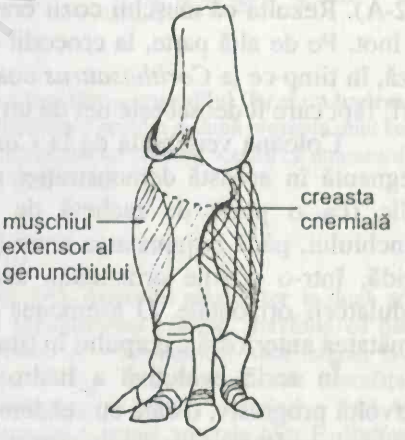


Fig. 141. Membru posterior de *Triceratops* (explicaţii în text) (bazat pe R. Bakker, 1989).

Articulaţiile gâtului la ceratopsieni erau foarte mobile, permiţând animalelor să-şi mişte capetele uriaşe în toate direcţiile şi destul de repede.

Se poate conchide că dinosaurii aveau locomoţia adaptată la mersul şi alergatul pe teren tare (ţărmuri, câmpii, podişuri). De la cei mai rapizi la cei mai

puţin rapizi, ordinea dinosaurilor ar fi următoarea: celurosauri, ceratopsieni, carnosauri şi sauropode. Ceilalţi dinosauri, în funcţie de tipul constitiţional, se puteau apropia de una din aceste categorii.

Deşi membrele şi centurile la toţi dinosaurii sunt mult mai perfecţionate în comparaţie cu cele de la alte reptile, ele nu puteau, totuşi, egala performanţele mamiferelor. Hotton (1980) consideră că marea cantitate de cartilaj din articulaţiile dinosaurilor ar fi făcut imposibilă accelerarea rapidă comună mamiferelor cursoriale iar forma suprafeţelor de articulare sugerează o deplasare cu paşi mici comparativ cu o gazelă sau un jaguar.

Mult timp s-a crezut că hadrosaurii erau buni înotători şi îşi petreceau o mare parte din timp în apă. Un argument era coada turtită lateral şi posibile membrane interdigitale care ar fi existat la nivelul degetelor membrelor anterioare. Cunoscutul paleontolog american R. Bakker, analizând fosilele de *Corithosaurus,* ajunge la concluzia că acesta nu numai că nu ducea viaţă semiacvatică dar are adaptări de animal de locuri uscate. Coada unui animal bun înotător, cum este crocodilul modern, prezintă apofizele neurale înalte şi aşezate vertical iar apofizele transverse sunt lungi, în prima jumătate a cozii, servind la prinderea muşchilor codali. La *Corithosaurus,* apofizele neurale ale vertebrelor codale sunt înalte dar înclinate înapoi iar procesele transverse sunt scurte (Fig. 142-A). Rezultă că muşchii cozii erau puţin dezvoltaţi pentru a executa mişcări de înot. Pe de altă parte, la crocodil coada este la fel de înaltă terminal ca şi la bază, în timp ce la *Corithosaurus* coada este înaltă la bază dar mult ascuţită spre vârf, fapt care îl deosebeşte net de un bun înotător cum este crocodilul.

Coloana vertebrală de la *Corithosaurus* prezintă încă o trăsătură şi mai pregnantă în această demonstraţie: reţeaua de fibre osoase (corset) suprapuse oblic (ca o plasă de rachetă de tenis) peste apofizele neurale din zona trunchiului, până la jumătatea cozii (Fig. 142-C). Acest corset osos ţinea coada rigidă, într-o poziţie orizontală, aceasta fiind incapabilă să execute mişcări ondulatorii orizontale. O asemenea coadă servea drept contragreutate faţă de jumătatea anterioară a corpului în timpul deplasării pe teren tare.

În seria evolutivă a hadrosaurilor se observă că un corset osos se dezvoltă progresiv, o dată cu scăderea capacităţii de înot; driosaurii, care au fost strămoşii hadrosaurilor, au un corset mai slab dezvoltat şi degete mai lungi, fiind potenţial mai bine dotaţi pentru înot. Hadrosaurii au fost dinosaurii cel mai puţin adaptaţi la viaţa acvatică.

Ceea ce s-a crezut a fi o membrană interdigitală fosilizată la membrele unor hadrosauri, s-a dovedit a fi impresiunea, lăţită prin deshidratare, a perniţelor moi de la baza degetelor, perniţe care şi astăzi sunt prezente la animale care calcă pe nisipul fierbinte (cămile) sau la animale foarte grele (elefanţi). Aceste perniţe erau necesare hadrosaurilor la mersul pe teren uscat,

mai ales dacă ţinem cont de faptul că unele specii ale lor executau migraţii de mii de kilometri pentru hrănire şi reproducere. Urmele de paşi descoperite ulterior în Canada indică cu claritate existenţa pernițelor amortizoare la baza picioarelor de hadrosauri.

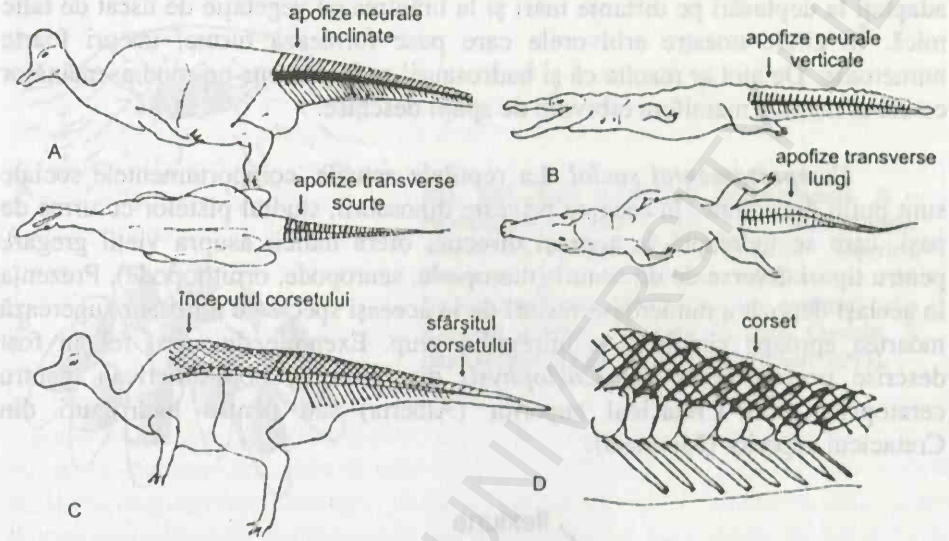


Fig. 142. Comparaţie între scheletul cozii la un bun înotător – crocodilul (B) şi un hadrosaur (A). După lungimea şi dispoziţia apofizelor vertebrelor codale precum şi după prezenţa unui corset rigid (C, D) care lega apofizele neurale ale vertebrelor trunchiului şi cozii, rezultă că dinosaurul nu prezintă aptitudini de înotător (după R. Bakker, 1989, modificat).

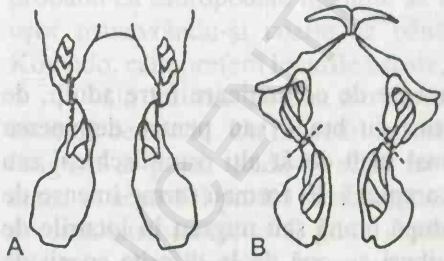


Fig. 143. Aparatul masticator la două grupe de ornithischieni evoluaţi, prevăzuţi cu baterii dentare: A – ceratopsieni, care mişcau fălcile vertical; B – hadrosauri, la care suprafaţa de masticaţie era oblică, realizând o mai bună măcinare a hranei vegetale (din E. Buffetaut, 1993).

Dinţii, cu muchii acoperite de smalţ, dispuşi în baterii dentare, adaptaţi la hrănirea cu material vegetal dur (gimnosperme), conformaţia maxilarelor care permiteau mişcări laterale de masticaţie (Fig. 143) sunt alte dovezi cu privire la viaţa în spaţii nonacvatice a hadrosaurilor. Flexiunea permanentă în jos a

coloanei vertebrale, în partea anterioară a trunchiului (asemănătoare cu cea de la bizon, animal care paşte, Fig. 144), sugerează ca hadrosaurii stăteau cu corpul aplecat înainte şi capul lăsat în jos pentru a culege mici plante lemnoase înfrunzite.

Hadrosaurii, ca mulţi alţi dinosauri, erau animale de spaţii uscate, fiind adaptaţi la deplasări pe distanţe mari şi la hrănirea cu vegetaţie de uscat de talie mică. În zilele noastre erbivorele care pasc formează turme, uneori foarte numeroase. De aici ar rezulta că şi hadrosaurii ar fi trăit într-un mod asemănător cu cel al marilor mamifere erbivore de spaţii deschise.

Comportamentul social. La reptilele actuale, comportamentele sociale sunt puţin dezvoltate. În ceea ce priveşte dinosaurii, studiul pistelor cu urme de paşi, care se îndreaptă în aceeaşi direcţie, oferă indicii asupra vieţii gregare pentru tipuri diverse de dinosauri (theropode, sauropode, ornithopode). Prezenţa în acelaşi depozit a numeroase resturi de la aceeaşi specie de dinosaur sugerează moartea aproape simultană a întregului grup. Exemple de acest fel au fost descrise pentru theropodul *Coelophysis* din Triasicul nord-american, pentru ceratopsieni din Cretacicul superior (Alberta) sau pentru hadrosauri din Cretacicul superior (Montana).

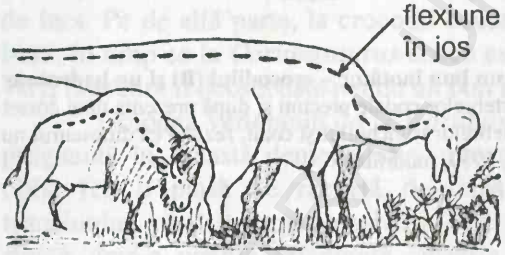


Fig. 144. După R. Bakker, modul de flexiune a coloanei vertebrale la hadrosauri ar sugera o postură asemănătoare, în timpul hrănirii, cu cea a bizonilor (după R. Bakker, 1989, modificat).

Viaţa socială presupune comportamente de comunicare între adulţi, de apărare comună, de migraţie în noi ţinuturi cu hrană sau pentru depunerea ouălor, de creştere a puilor. Hadrosaurii, mai mult decât alţi ornithischieni sau alţi dinosauri, au cunoscut o viaţă socială complexă. Ei formau turme imense de sute sau mii de indivizi care se deplasau după hrană sau migrau în locurile de depunere a ouălor. Au fost descoperite cuiburi cu ouă de la diferite specii de dinosauri (Fig. 145). J. Horner, în anul 1985, a descoperit în Montana (SUA) cuiburi cu ouă ale unui hadrosaur numit *Maiasaura peeblesorum* (Fig. 145-A). Cuiburile, în număr mare, de circa 3 m diametru, erau aşezate la distanţe ce permitea unui animal adult, care avea circa 9-12 m lungime, să intre printre ele. În cuiburi s-au găsit schelete de pui cu vârste de 3-4 ani, deci puii erau hrăniţi în

cuib aidoma păsărilor. Aceste fapte pledează pentru o structură familială a comunităţilor de hadrosauri. Crestele cefalice cu tuburi aeriene la interior ale hadrosaurilor erau structuri ce foloseau la emiterea de sunete în comunicarea din cadrul turmei. Creasta cefalică avea deci o funcţie socială.

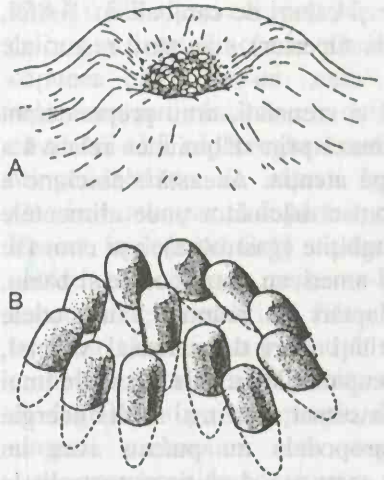


Fig. 145. Ouă şi cuiburi de dinosauri. A – reconstituirea unui cuib al hadrosaurului *Maiasaura peeblesorum*, Cretacic superior, Montana. B – aşezarea ouălor la un hypsilophodontid (*Orodromaeus makelai*) din Cretacic superior, Montana (A după Coombs, B după Horner şi Gorman, din E. Buffetaut, 1993).

Apărarea. Ideea că sauropodele se refugiau în mlaştini pentru a scăpa de marii carnosauri nu este întemeiată deoarece aceştia ştiau să înoate mai bine decât sauropodele, după cum sugerează conformaţia lor anatomică (membrele posterioare, foarte mari în raport cu corpul şi coada puternică, flexibilă, erau mai potrivite pentru înot decât membrele piliere ale sauropodelor). Este mult mai probabil că sauropodele încolţite se apărau pe teren ferm, unde se puteau mişca uşor manevrându-şi cozile de până la 10 m lungime, aşa cum varanul de Komodo, care preferă locurile uscate, se apără şi atacă cu coada.

Un caiman de 2 m sau un varan de 3 m lungime pot doborî un om cu o lovitură de coadă. Un crocodil australian de 10 m sau un crocodil de Nil de 8 m lungime ar putea ucide în acest fel un bivol (deşi crocodilii nu obişnuiesc să atace în acest fel prada). Este uşor de înţeles că un sauropod de 27 m lungime, precum barosaurul, ar fi putut doborî un carnosaur de 8-9 m lungime dacă îl izbea în plin. Simulări pe calculator ale mişcării cozii la *Diplodocus,* care se termina cu un filament lipsit de vertebre, au arătat că vârful cozii putea pocni ca un bici depăşind de două ori viteza sunetului. Unele sauropode se puteau apăra pe uscat, ridicându-se pe două picioare ca elefantul. Turmele de sauropode îşi protejau puii ţinându-i la mijloc, aşa cum procedează elefanţii astăzi.

Alimentaţia. Theropodele erau carnivore. Carnosaurii atacau dinosauri de talie mare, după cum sugerează dentiţia, deschiderea fălcilor şi forţa totală a

corpului. Uneori s-au găsit dinți pierduți ai marilor carnivore printre resturile fosilizate ale erbivorelor devorate. Unele oase de erbivore prezintă urme ale dinților de carnosauri.

Celurosaurii se hrăneau cu animale mici. Într-un schelet de *Compsognathus*, un mic theropod din Jurasicul superior, s-au găsit resturile unei șopârle din genul *Bavarisaurus*. Sunt cunoscute și cazuri de canibalism. Astfel, în interiorul unor schelete de *Coelophysis* (Triasic superior), s-au găsit resturi ale unor indivizi foarte tineri din aceeași specie.

Prosauropodele, cu dinții lor lanceolați și crenelați, erau preponderent vegetariene sau omnivore. Sauropodele contrastează prin slăbiciunea relativă a dentiției relativ la volumul corpului, care atrage atenția. Această slăbiciune a dentiției era compensată prin existența unui stomac măcinător unde alimentele ingerate erau triturate cu ajutorul unor pietre înghițite (gastrolite), așa cum fac astăzi păsările. Într-un schelet de sauropod nord-american, între coaste și bazin, s-au găsit 64 de pietre șlefuite. Cu aceste adaptări ale hrănirii, sauropodele reușeau să supraviețuiască. Deși ingerau cantități mari de material vegetal, nevoile energetice ale sauropodelor nu pot fi comparabile cu cele necesare unui animal homeoterm de aceeași talie care ar fi consumat mult mai multă energie pentru termoreglare. De aici rezultă că sauropodele nu puteau avea un metabolism intens ca la endoterme pentru că, în acest caz, dentiția și gastrolitele nu ar fi fost capabile să prelucreze un volum imens de material vegetal care nici n-ar fi putut fi cuprins în interiorul tubului digestiv.

Toți ornithischienii erau erbivori, dar diferența considerabilă în ceea ce privește forma dinților și a maxilarelor indică un regim divers. Formele cuirasate (stegosaurii și ankilosaurii) aveau dinții mici, simpli și este greu de precizat felul hranei. Ornithopodele aveau un aparat masticator complex și eficace. Bateriile dentare ale hadrosaurilor erau capabile de a măcina o vegetație fibroasă și coriacee. Într-un schelet de hadrosaur din Cretacicul superior (Wyoming) s-au găsit resturi ale conținutului stomacal, compus în mare parte din frunze aciculare de conifere și grăunțe de plante terestre. Ciocul puternic și bateriile dentare ale ceratopsienilor sugerează că au fost erbivore bine adaptate la vegetația de la sfârșitul Cretacicului.

Hadrosaurii și ceratopsienii par să fi fost complet adaptați la schimbările floristice de la sfârșitul Cretacicului, când angiospermele au început să domine în asociațiile vegetale.

Reproducerea și creșterea. Se cunosc puține lucruri despre comportamentul sexual al dinosaurilor. Este posibil să fi existat un dimorfism sexual la unele specii, marcat, de exemplu, prin dezvoltarea diferită a ornamentațiilor craniene la ceratopsieni și a crestelor cefalice la hadrosauri. Unele din aceste structuri osoase au putut juca un rol în paradele sexuale. S-a

sugerat că masculii de pachicefalosauri se confruntau în lupte, „împungându-se" cu bolta craniană îngroşată.

Dinosaurii erau ovipari. Se cunosc ouă de la mai multe feluri de dinosauri: sauropode, ceratopsieni, ornithopode. Ouăle sunt de formă elipsoidală şi mai alungite şi ascuţite la o extremitate comparativ cu ouăle păsărilor (Fig. 138-B). Ele aveau cel mult 30 cm lungime, fiind relativ mici comparativ cu talia celor mai mari dinosauri. Ouăle erau depuse în cerc. Hadrosaurul *Maiasaura* depunea ouăle într-un „cuib", care era un mic crater săpat în sol. După ecloziune, puii rămâneau în cuib sau în vecinătate o perioadă lungă. Este posibil ca adulţii să fi supravegheat cuibul după ecloziune şi să aducă hrană până ce puii atingeau vârsta de câteva luni. În schimb, hypsilofodontidele din genul *Orodromaeus* par să fi părăsit cuibul mai repede, iar adulţii să nu fi hrănit puii. Recent, în deşertul Gobi s-a descoperit un schelet de *Oviraptor* adult aşezat ca o pasăre care clocește, peste un cuib în care erau 20 de ouă, dispuse în cercuri concentrice, cu embrioni ai aceluiaşi animal. Acest fapt dovedeşte nu numai că, în acest caz, dinosaurul adult nu era un „hoţ de ouă", ci că stătea deasupra cuibului ca şi cum ar fi clocit asemenea păsărilor. Modul de depunere a pontei şi de îngrijire a puilor apropie dinosaurii de păsări. Nu trebuie uitat faptul că singurii archosauri care supravieţuiesc astăzi – crocodilii – prezintă comportamente de construcţie a cuibului, de supraveghere a pontei şi de grijă pentru puii nou eclozaţi. Nu există dovezi dacă unii dinosauri au fost ovovivipari sau vivipari. În prezent, se cunosc câteva „serii de creştere", plecând de la indivizi foarte tineri până în stadiul adult, pentru diferiţi dinosauri: theropode (*Syntarsus*), prosauropode (*Mussaurus*), hypsilofodontide (*Orodromaeus*), hadrosauri (*Maiasaura*), ceratopsieni (*Psittacosaurus, Protoceratops*) etc. Dinosaurii nou eclozaţi erau foarte mici.

Spre deosebire de păsări şi mamifere, dinosaurii nu aveau o creştere determinată şi continuau să crească în talie, într-un ritm tot mai scăzut, pe tot parcursul vieţii. Oasele membrelor nu prezintă vreo dovadă de osificări separate ale epifizelor iar suprafeţele articulare sunt mult mai slab definite decât cele ale mamiferelor şi păsărilor.

În legătură cu ritmul de creştere, studii recente asupra histologiei osoase a indivizilor tineri (*Syntarsus* şi *Maiasaura*) arată că ţesutul osos era bine vascularizat şi sugerează o creştere rapidă în timpul primilor ani, ca la păsări şi mamifere. Apoi, creşterea încetinea mult, fiziologia animalului părând să ia un caracter mai reptilian. În acest fel, dinosaurii par să fi avut un model fiziologic unic, probabil fără echivalent actual.

Metabolismul. În ciuda particularităţilor lor anatomice, dinosaurii au fost consideraţi mult timp, din punct de vedere fiziologic, reptile ca toate reptilele actuale adică animale „cu sânge rece". Pentru acest calificativ este

utilizat, de obicei, termenul de *poikiloterme,* adică animale a căror temperatură variază direct în funcţie de temperatura mediului extern. Spre deosebire de acestea, păsările şi mamiferele au o temperatură constantă, care este considerabil mai mare decât a mediului, şi au fost numite *homeoterme.*

Acum se ştie că un mare număr de reptile îşi controlează temperatura corpului printr-un comportament adecvat şi menţin temperatura corpului aproape constantă în timpul perioadei de maximă activitate.

Un factor mult mai importat, care deosebeşte păsările şi mamiferele de majoritatea reptilelor, este *sursa* căldurii corpului. Reptilele, care menţin o temperatură constantă a corpului superioară celei din mediul extern, realizează acest lucru în special prin absorbţia căldurii radiante de la soare. Deoarece această sursă de căldură este externă corpului lor, aceste animale au fost numite *ectoterme.* În schimb, mamiferele şi păsările se bazează pe o rată metabolică înaltă pentru a-şi asigura o temperatură ridicată şi constantă a corpului. Deoarece, în acest caz, sursa de căldură este internă, ele au fost denumite *endoterme.*

Există oare o corelaţie între activitatea, ce pare să fi fost intensă, a dinosaurilor şi o posibilă rată metabolică înaltă a acestora care să îi deosebească de reptilele actuale? Pentru a găsi răspunsul, pe lângă cele expuse privitor la tipul şi viteza de locomoţie, alimentaţie, complexitatea vieţii sociale, reproducere, dezvoltare, trebuie avute în vedere şi alte tipuri de argumente precum: histologia osoasă, mărimea creierului şi structura comunităţilor.

Histologia osoasă. Diferiţi autori (Enlow şi Brown, 1958; Ricqlés, 1969, 1978, 1980) au remarcat asemănarea mai strânsă dintre structura osoasă a dinosaurilor şi a mamiferelor mari, comparativ cu cea a altor reptile sau a amfibienilor. Ricqlés a argumentat pe baza acestor observaţii că metabolismul dinosaurilor, probabil, depăşea rata metabolică tipic reptiliană.

Un prim indicator al homeotermiei este *prezenţa ţesutului haversian,* format prin dispunerea de ţesut osos în jurul vaselor de sânge (*os plexiform*). Abundenţa „canalelor Havers" din anumite oase de dinosaur (Fig. 146-A) ar sugera o fiziologie asemănătoare cu cea a homeotermelor.

Comparativ cu reptilele actuale, dinosaurii şi mamiferele prezintă, de asemenea, o *capacitate mai mare de a remodela osul secundar,* asociată cu prezenţa a numeroase canale haversiene care conţin vase de sânge destul de mari. Acest fapt sugerează adaptarea la procese metabolice mai intense precum creşterea rapidă, temperatura înaltă şi circulaţia rapidă a mineralelor dintre oase şi lichidele corpului.

Un alt aspect al histologiei osoase a dinosaurilor este legat de creşterea osului. La reptilele actuale, creşterea osoasă nu este continuă. Fiind ectoterme, ele sunt dependente de fluctuaţiile condiţiilor externe; creşterea se încetineşte în

perioadele mai puţin favorabile activităţii animalului. Un os de ectoterm, în secţiune transversală, prezintă „inele de creştere", o succesiune de zone ce marchează o creştere rapidă cu zone în care creşterea a fost încetinită sau chiar oprită. Acest tip de os se numeşte *os zonal lamelar* (Fig. 146-B). La homeoterme precum mamiferele, creşterea este mult mai constantă deoarece activitatea metabolică se menţine la un nivel aproape constant în ciuda variaţiilor condiţiilor mediului extern. Dinosaurii, ca şi mamiferele, rareori prezintă linii de creştere care sunt un caracter tipic reptilelor.

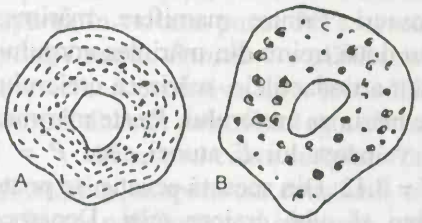


Fig. 146. Secţiune transversală prin os de tip *zonal lamelar* (A) care prezintă inele de creştere; acest os este specific tetrapodelor poikiloterme (de exemplu şopârle) la care creşterea este întreruptă în perioadele reci. B – secţiune printr-un os de tip *plexiform* la care se observă tuburi centrale care conţin vase de sânge şi care se înconjoară de inele de ţesut osos (structuri ce alcătuiesc sistemul Haversian). Se consideră, în general, că sistemul haversian este prezent numai la animalele cu „sânge cald". Acest tip de os a fost găsit şi la dinosauri.

Ulterior, această problemă s-a dovedit a fi mai complexă. R. Reid, care a studiat numeroase oseminte de dinosauri, a descoperit inele de creştere la dinosauri. Câteodată ambele tipuri de os coexistau la acelaşi animal. Aceste lucruri sugerează *un tip de creştere particular*, care nu corespunde pe deplin celui homeoterm.

Lanyon (1981) afirmă că reorganizarea continuă şi intensă a ţesutului osos este un lucru important la animalele cu o mare greutate corporală, rata metabolică având mai puţină importanţă în acest caz. Dinosaurii a căror histologie osoasă este mai asemănătoare cu cea a mamiferelor sunt giganticele sauropode, care, prin trăsăturile lor generale, par a prezenta cea mai mică posibilitate de a avea o fiziologie mamaliană. Pe de altă parte, un specimen relativ mic de *Allosaurus*, prezintă o histologie osoasă mult mai apropiată de cea tipic reptiliană, deşi anatomia scheletului şi mărimea creierului printre theropode sugerează un nivel mamalian al fiziologiei (Madsen, 1976). În schimb tritylodonţii, care au fost reptile mamaliene foarte evoluate, ce au atins aproape cu siguranţă nivelul metabolic al mamiferelor primitive, păstrează o histologie osoasă similară cu cea tipică reptilelor (Sues, 1985).

Dovezile histologice pentru endotermie sunt, în continuare, compromise de faptul că la crocodil unele oase sunt intens remodelate, deşi acest animal este tipic ectoterm.

Mărimea creierului şi coeficientul de encefalizare. Hopson (1977, 1980) consideră că există o corespodenţă generală între mărimea creierului la dinosauri şi rata lor metabolică. Animalele cu o rată metabolică apropiată de cea a mamiferelor ar trebui să aibă aparate senzoriale care să necesite un înalt grad de integrare între informaţia primită din mediu şi activităţile motorii. Ca şi în cazul histologiei osoase, nu este o corelaţie simplă şi totală între mărimea creierului şi rata metabolică în cazul vertebratelor actuale, dar există o relaţie mai generală. În general, mamiferele au aproximativ creierul de 10 ori mai mare decât cel al unei reptile actuale de aceeaşi greutate.

Mult timp s-a insistat asupra valorii mici a raportului *greutatea creierului – greutatea corporală* la dinosauri. Printre mamifere, mărimea creierului este, în linii mari, proporţională cu două treimi din mărimea corpului. Într-un grup precum carnivorele moderne sau artiodactilele, mărimea creierului este dată de expresia: $E = KP^{2/3}$, unde E este mărimea creierului, P este mărimea corpului, iar K este o constantă egală cu valoarea lui E atunci când $P = 1$ (Jerison, 1973). Pentru mamifere ca grup, $K = 0{,}12$. Din această ecuaţie, se poate observa că toate vertebratele mari ar trebui să aibă creiere mici. Deoarece dinosaurii sunt, în general, mari, nu este surprinzător că au creiere relativ mici. Bauchot (1978) arată că se constată o diminuare suplimentară a mărimii creierului la cei mai mari reprezentanţi ai grupelor de talie mare, precum balenele şi ungulatele. Aplicând acest factor la marii dinosauri, rezultă că mărimea creierului lor ar trebui să fie aproximativ jumătate din volumul calculat din expresia $E = KP^{2/3}$.

Jerison (1973) a elaborat o metodă suplimentară de a compara talia relativă a creierului între specii. El utilizează termenul de *coeficient de encefalizare (EQ),* care reprezintă raportul dintre mărimea măsurată şi cea estimată a creierului pentru un anumit grup. Mărimea creierului aşteptată (estimată) se determină empiric ca mărimea medie pentru toţi reprezentanţii cunoscuţi dintr-un anumit grup. Pentru mamifere, valoarea medie a *EQ* este 1. Pe această scară, maimuţele superioare au *EQ* de 4 iar omul de 7. Reptilele actuale, ca grup, comparate cu mamiferele, au o valoare medie a *EQ* de 0,12. Dacă crocodilii moderni au un *EQ* stabilit la valoarea 1, dinosaurii prezintă valori cuprinse între 0,17 şi 5,8, cu o medie care nu este mult diferită de cea a archosaurilor actuali. Sauropodele, împreună cu ankilosaurii şi stegosaurii prezintă valorile cele mai scăzute, cuprinse între 0,55 şi 0,60 iar ceratopsienii, de la 0,65 la 0,90. Numai ornithopodele şi theropodele au valori substanţial crescute faţă de cea a crocodililor (*EQ* = 0,82-2). Cel mai înalt *EQ* îl prezintă celurosaurul *Stenonychosaurus* care, cu valoarea *EQ* de 5,8, se ridică la nivelul coeficienţilor înregistraţi la păsări şi mamifere.

În cadrul mamiferelor, nu există o bună corelație între *EQ* și rata metabolică, dar toate mamiferele au atât un *EQ* cât și o rată metabolică înalte în comparație cu amfibienii și reptilele actuale, ceea ce sugerează că există o corelație generală între aceste proprietăți.

Hopson conchide că dinosaurii, în general, ar fi putut avea o anumită rată metabolică mai înaltă decât reptilele actuale, dar numai câteva genuri (de celurosauri probabil) ar fi dobândit endotermia adevărată.

Ectotermia este o caracteristică primitivă a liniei archosaurilor, din acest grup, crocodilii fiind ectotermi. O endotermie evidentă se constată la păsări care reprezintă o spiță specializată a archosaurilor. Rezultă că endotermia ar fi putut apărea în oricare punct între crocodili și păsări: la *pterosauri* + *dinosauri* + *păsări* sau la *dinosauri* + *păsări* sau ea rămâne limitată numai la *păsări*. Toate aceste linii evolutive între crocodili și păsări sunt dispărute încât, în lipsa unor dovezi directe, paleofiziologia devine un subiect expus diverselor speculații.

Structura comunităților. Un prădător homeoterm și endoterm, pentru a-și menține temperatura constantă, trebuie să consume mai multă hrană decât un prădător poikiloterm și ectoterm, care se poate lipsi de hrană în perioadele relativ lungi de activitate încetinită.

R. Bakker (1971, 1972, 1975, 1980, 1989) încearcă să folosească argumente de ordin ecologic pentru a demonstra că dinosaurii aveau un metabolism de nivel mamalian. Dacă dinosaurii, ca și mamiferele, au nevoie de 10 ori mai multă hrană decât ectotermele de aceeași greutate corporală, ar trebui să se observe această diferență în numărul relativ al fosilelor de specii pradă și prădătoare. În comunitățile de vertebrate ectoterme, precum amfibienii și reptilele din Paleozoic, biomasele prădătorilor și cele ale prăzii sunt aproximativ egale. În cadrul speciilor actuale de mamifere, din contră, proporția prădătorilor este de aproape trei procente din biomasa totală prădător-pradă. Bakker a găsit raporturi de tip mamalian în mai multe comunități de dinosauri, considerând că acest fapt dovedește, indirect, endotermia dinosaurilor.

În practică, această metodă este puțin sigură, deoarece nu există garanția fosilizării în proporțiile reale ale indivizilor de pradă și de prădător și, în general, a compoziției faunistice existente într-o anumită epocă.

Pe de altă parte, studii efectuate asupra varanului de Komodo, un mare prădător din Indonezia, arată că el constituie trei procente sau chiar mai puțin din biomasa propriilor specii pradă și este fără nici îndoială o reptilă ectotermă (Hotton, 1980). Raporturi asemănătoare s-au găsit în comunități în care prădătorii principali sunt șerpii.

Raportul prădător-pradă nu poate demonstra singur dacă dinosaurii au fost endotermi de nivel mamalian, deși nu a fost descrisă nici o comunitate de

dinosauri în care raportul prădător-pradă să fie la nivelul aşteptat dacă speciile prădătoare erau ectoterme.

Fiziologia. Pentru a explica abilităţile funcţionale, de comportament şi adaptative ale dinosaurilor, R. Bakker (1972, 1975, 1989) a emis ipozeza că dinosaurii ar fi fost endotermi. Principalele argumente, discutate mai sus în cadrul problemelor de biologie a dinosaurilor, sunt următoarele:

- *mersul erect şi viteza mare*; numai endotermele au această postură (păsări şi mamifere);
- *hemodinamica*; pentru a fi pompat sângele marilor sauropode la cap era nevoie de o inimă tetracameralã puternică, caracter întâlnit numai la endoterme (păsări şi mamifere);
- *răspândirea geografică*, dinosaurii fiind găsiţi în zona cercului polar din vremea lor; totuşi ei puteau efectua migraţii în perioadele mai reci;
- *raportul prădător- pradă*;
- *histologia osoasă*;
- *mărimea creierului*; majoritatea dinosaurilor aveau creierul mic, dar ornithomimidele, dromaeosauridele şi troodontidele aveau un creier mare comparabil cu al păsărilor. Se pare însă că acest creier mare este legat de dezvoltarea ochilor şi a echilibrului, fără a determina un grad ridicat de inteligenţă, ca la mamifere.

Cercetări recente arată că dinosaurii ar fi putut avea un regim metabolic care nu era un simplu regim intermediar între cel tipic ectoterm şi endoterm, ci unul diferit de ambele (Regal şi Gans, 1980; Spotila, 1980).

Cea mai evidentă trăsătură a dinosaurilor este talia lor gigantică, prin care ei se deosebesc de toate păsările, mamiferele şi reptilele actuale, care sunt mult mai mici. Unul dintre cele mai importante efecte ale mărimii corporale este relaţia dintre căldura pierdută şi cea câştigată. Majoritatea ectotermelor, precum amfibienii, şopârlele şi şerpii, în lipsa radiaţiei solare, pierd repede căldura deoarece prezintă o mare suprafaţă corporală raportată la volumul mic al corpului. În schimb, animale mai mari, precum broaştele ţestoase de uscat, crocodilii adulţi, varanul de Komodo, pot câştiga căldură corporală din surse externe mai rapid decât o pot pierde; încă în timpul nopţii, temperatura lor este mai mare decât cea a mediului înconjurător.

Animale de mărimea majorităţii dinosaurilor ar putea dobândi un nivel mamalian de reglare a temperaturii cu o rată metabolică tipic reptiliană. Acest model metabolic, care ar putea fi *unic* în grupul tetrapodelor, este numit *homeotermie inerţială* (Hotton, 1980). O temperatură înaltă şi constantă a corpului se poate asigura fără costuri.

Aproximativ 90 de procente din hrana consumată de mamiferele mici este folosită pentru menţinerea unei temperaturi înalte şi constante a corpului.

Endotermia permite mamiferelor să exploreze şi să exploateze o varietate de medii care nu sunt disponibile reptilelor. Aceste avantaje sunt contrabalansate de faptul că endotermele trebuie să consume de 10 ori mai multă hrană decât ectotermele pentru aceeaşi greutate corporală.

Dinosaurii, aproape cu siguranţă, aveau o rată mai înaltă a consumului de oxigen decât reptilele moderne, dacă activitatea musculară era menţinută perioade lungi. Dinosaurii mari ar fi putut avea o rată metabolică mult inferioară majorităţii mamiferelor şi să fie capabili, în acelaşi timp, să susţină o activitate mai îndelungată decât reptilele actuale dacă trăiau în medii în care temperatura nu oscila prea mult. Un asemenea model concordă cu condiţiile climatice din Mesozoic, când temperatura era ridicată şi constantă.

Talia mare a dinosaurilor era o cale simplă de a menţine o temperatură înaltă şi constantă la o rată metabolică scăzută deoarece corpul pierdea mult mai puţină căldură în raport cu câtă căldură putea primi din mediu. Această condiţie fiziologică poate explica de ce selecţia a favorizat evoluţia spre gigantism a dinosaurilor.

Dinosaurii mici şi indivizii tineri din toate speciile nu puteau avea o homeotermie inerţială. Puii marilor dinosauri erau probabil ectotermi, dar atingeau rapid talia care le permitea păstrarea unei temperaturi ridicate datorită marelui volum corporal.

Reglarea temperaturii corpului se putea face la unii dinosauri cu ajutorul crestelor de pe partea dorsală a corpului. Aceste organe erau formate din apofizele neurale mult alungite ale vertebrelor trunchiului, pe care se prindea o pânză tegumentară puternic vascularizată. Aceste creste expuse la soare permiteau obţinerea, în timp, a unei cantităţi însemnate de sânge cald sau, din contra, în caz de supraîncălzire, funcţionau ca un radiator care cedează căldura. Asemenea structuri se cunosc la theropode (*Spinosaurus,* Cretacic superior, Africa), sauropode (*Amargasaurus,* Cretacic inferior, America de Sud) şi ornithopode (*Ouranosaurus,* Cretacic inferior, Africa). De asemenea, plăcile osoase de la stegosauri, se pare că erau bine vascularizate, putând juca un rol în termoreglare.

Dinosaurii puteau migra pentru a urma condiţiile climatice cele mai avantajoase. Prezenţa dinosaurilor în Arctica, la 70^0 latitudine nordică, unde era întuneric mult timp din an şi temperaturi scăzute, se explică prin migraţii făcute dintr-o regiune geografică în alta. Dinosaurii care trăiau dincolo de cercul polar sudic în continentul Australo-antarctic, acum 100 de milioane de ani, prezintă dimensiuni mai mici decât speciile înrudite aflate în regiuni mai calde. Pentru aceste specii de talie mai mică, existenţa unei rate metabolice mai ridicate este plauzibilă deoarece aceşti dinosauri prezintă o serie de adaptări care demonstrează că trăiau permanent la temperaturi mai scăzute (de exemplu ochii

mari, adaptaţi la o luminozitate scăzută, oase fără inele de creştere). Rata metabolică era, în general, mai mare decât cea a reptilelor actuale dar nu a atins nivelul celei de la păsări şi mamifere.

Paleoecologie. Dinosaurii trăiau pe spaţii vaste, în medii terestre variate, acoperite cu vegetaţie de uscat (gimnosperme, ferigi, angiosperme), în condiţii de climă, în general, caldă (umedă sau uscată) şi uniformă. Mult timp s-a crezut că dinosaurii de talie mare, în special sauropodele şi hadrosaurii, duceau viaţă semiacvatică, pentru a-şi putea susţine masa corporală. Această viziune se baza pe interpretarea eronată a unor caractere anatomice: narine situate în vârful craniului, vertebre cu cavităti pentru reducerea greutăţii, membre masive etc). Cercetările ulterioare au arătat că anatomia sauropodelor indică un mod de viaţă complet terestru. La câţiva metri adâncime, presiunea apei asupra cutiei toracice ar fi făcut respiraţia imposibilă.

În cazul hadrosaurilor, caractere precum „ciocul de raţă", coada turtită lateral, creasta cefalică cu conducte aeriene etc., erau considerate dovezi ale vieţii acvatice. S-a prezentat în capitolul anterior valoarea adaptativă a caracterelor scheletice la hadrosauri (bateriile dentare şi regimul de hrană, funcţia socială a crestelor, reproducerea) din care rezultă că erau animale de locuri uscate.

Baryonix, un dinosaur theropod de 6 m lungime din Cretacicul inferior (Anglia), pare a prezenta o adaptare la regimul de hrană piscivor. Fălcile sunt foarte alungite, înguste, prevăzute cu numeroşi dinţi, puţin turtiţi şi slab crenelaţi, amintind de capul unui crocodil. La membrul anterior, prezintă o gheară curbată, foarte puternică, de 32 cm lungime. Probabil vâna în apă dar nu pare să fi dus viaţă semiacvatică.

Dinosaurii au alcătuit în Mesozoic un sistem ecologic unic în istoria tetrapodelor de uscat. Fiind cele mai numeroase şi dinamice reptile de uscat, alături de rudele lor apropiate – pterosaurii şi crocodilienii – dinosaurii au ocupat nişe ecologice pe care astăzi le ocupă o mare diversitate de mamifere şi păsări. Se constată o echivalenţă şi convergenţă bio-ecologică între diferite tipuri de dinosauri şi mamifere neozoice. Astfel, sauropodele erau echivalentul elefanţilor, ceratopsienii – echivalentul rinocerilor, carnosaurii – echivalentul marilor feline, celurosaurii – echivalentul mamiferelor carnivore mici, insectivore şi al păsărilor terestre, turmele de iguanodoni şi hadrosauri – echivalentul marilor copitate.

Ca şi în cazul multor păsări şi mamifere actuale, dinosaurii erau diferenţiaţi în diurni şi nocturni. *Troödon,* un mic theropod din Cretacicul superior al Americii de Nord, prezinta un creier foarte dezvoltat şi ochi mari, orientaţi anterior, ceea ce sugerează un comportament nocturn.

Diversificarea ecologică a dinosaurilor s-a realizat prin ocuparea unor spații geografice întinse. Fosile de dinosauri au fost recuperate de pe toate continentele, inclusiv Antarctida. În sudul Australiei s-au descoperit dinosauri din Cretacicul inferior, care trăiau în condiții de climă rece, în interiorul cercului polar. Acum 108 milioane de ani Australia se găsea mult mai la sud decât este astăzi, fiind alipită de Antarctida. Într-o regiune care, în acele timpuri, se afla mult mai la sud de cercul polar sudic s-a descoperit o faună diversă de dinosauri și alți archosauri care erau, în general, de talie mică: ornithopode, ankilosauri, o specie supraviețuitoare în Cretacic de *Allosaurus*, de talie mică, un iguanodontid de talie mare – *Muttaburrasaurus* – și pterosauri. Reconstituirile paleoclimatice au arătat că temperatura medie anuală, din zona unde au fost descoperiți dinosaurii, oscila în jurul valorii de 0^0C dar nu este exclus să fi urcat până la 8^0C. În aceste zone polare s-a pus în evidență o vegetație alcătuită din conifere, ginkoale, ferigi, cicadale și briofite și câteva specii de angiosperme identificate după polen. Această vegetație, care s-a dezvoltat dincolo de cercul polar, indică un climat general mai cald al planetei în timpul Cretacicului.

Leaellynasaura, un mic hypsolofodontid (de circa 1 m lungime), din fauna polară australiană, prezintă un creier relativ foarte mare, având lobii optici extrem de dezvoltați. Se crede că era adaptat la vederea în condiții de obscuritate pentru a se putea hrăni în timpul nopții polare care dura mai multe luni.

Allosaurus australian este o formă pitică, ce nu depășește 2 m înălțime (alosaurii jurasici ajung la 5 m înălțime), adaptată la o climă temperat-rece.

Mărimea corporală este influnțată nu numai de temperatură, ci și de alți factori, precum mărimea teritoriului pe care trăiește populația respectivă. Astfel, speciile insulare sunt de talii mai mici decât speciile strâns înrudite de pe continent (fapt demonstrat la proboscidieni și alte animale). Se pare că zona din care provin dinosaurii polari australieni era o mică peninsulă sudică a Gondwanei, care era mărginită la nord de o mare interioară ce izola populațiile de dinosauri într-un spațiu limitat (sauropodele lipsesc din această faună polară).

Cazuri de *nanism insular* printre dinosauri a fost pus în evidență și în România, la speciile descoperite în bazinul Hațeg. În Cretacicul superior, Hațegul reprezenta o insulă, dintr-un arhipelag populat cu dinosauri. Aici s-a găsit o specie pitică a hadrosaurului *Telmatosaurus* (*T. transylvanicus*) care are numai 5 m lungime (față de 10 m lungime cât aveau formele continentale) și, de asemenea, forme pitice de Iguanodontidae (*Rhabdodon priscus,* de numai 3-4 m lungime).

În anul 1991 a fost descoperit în Antarctida, în depozite ale Cretacicului superior, un theropod de circa 7 m lungime, care se distinge prin prezența unei creste osoase deasupra craniului – *Cryolophosaurus.* Prezența acestui carnivor de talie destul de mare în regiuni polare sugerează că în acele regiuni exista o

faună destul de bogată cu care se puteau hrăni astfel de animale. Unii autori cred că dinosaurii antarctici realizau migrații periodice (înainte de venirea nopții polare) spre actuala Americă de Sud.

Prezența unor hadrosauri de talie destul de mare în Alaska, la 70^0 lat. N, este o dovadă că, cel puțin în pasaj, de la o zonă de migrație la alta, dinosaurii puteau suporta temperaturi mai scăzute. Existau rute de migrație nord-sud în cadrul continentului nord-american, precum și dinspre Asia spre Alaska și interiorul continentului american.

Răspândirea geografică largă și marea diversificare ecologică demonstrează potențialul adaptativ remarcabil al dinosaurilor – animalele terestre dominante ale perioadei de mijloc din istoria vieții.

2. Extincția dinosaurilor la sfârșitul Mesozoicului

La sfârșitul Cretacicului, dinosaurii, care dominaseră mediile terestre timp de 150 milioane de ani și care au fost răspândiți pe toate continentele, inclusiv în zonele arctice și antarctice, au dispărut. În legătură cu acest subiect s-au emis, de-a lungul timpului, numeroase ipoteze și s-au obținut diverse rezultate publicate în lucrări de specialitate. În continuare, se vor prezenta numai ultimele concluzii legate de extincția în masă, care a cuprins și dinosaurii, la limita dintre Cretacic și Terțiar (K-T).

Felul extincției. Dispariția dinosaurilor la sfârșitul Cretacicului a fost numai un aspect al unui proces de extincție mai cuprinzător, numit *extincție în masă.* Pe lângă dinosauri, au mai dispărut, dintre reptile: pterosaurii, plesiosaurii și mosasaurii. Dispariția plantelor și nevertebratelor marine a fost chiar mai impresionantă. Cel mai mult afectate au fost organismele unicelulare planctonice: foraminifere, cocolithoforidale, diatomee, silicoflagelate și radiolari. În unele localități, speciile cretacice sunt comune și diverse în strate, până la ultimii milimetri, înainte de granița dintre Cretacic și Paleogen.

Nevertebratele pluricelulare prezintă un model neregulat al extincției. Amoniții și belemniții încep și ei să dispară. Amoniții intraseră în declin, ca număr și diversitate, la sfârșitul Cretacicului, dar 9 genuri mai existau încă în partea finală a acestei perioade. Colectări intensive din zona de limită Cretacic-Paleogen arată însă că mai multe specii de amoniți au supraviețuit liniei K-T în majoritatea localităților. Pachiodontele și trigoniidele, dintre bivalve, nanoplanctonul calcaros, coralii scleractinieni hermatipici au început să dispară aproape de apogeul lor evolutiv. Organisme filtratoare precum crinoidee și briozoare au fost mult diminuate, pe când echinodermele prădătoare și organismele detritivore au fost mai puțin afectate.

Nu au fost vizibil afectate de marea extincție următoarele grupe de organisme: chelonienii, lacertilienii, crocodilienii, champsosaurii, utimele două grupe având reprezentanți de talie și fiziologie comparabile cu cele ale dinosaurilor.

Mamiferele prezintă situații mixte, de extincție și de supraviețuire de-a lungul graniței Cretacic-Paleogen. În America de Nord, numai una din 13 specii de marsupiale a supraviețuit la sfârșitul Cretacicului. Mamiferele placentare par a fi trecut granița Mesozoicului fără o reducere semnificativă a numărului de specii. Marea lor radiație adaptativă, care a culminat în Paleogen, era deja începută la sfârșitul Cretacicului.

Plantele terestre nu prezintă un model al extincției comparabil cu cel al organismelor fotosintetizante marine. Marea lor revoluție evolutivă începuse cu mult înainte de sfârșitul Cretacicului, odată cu diversificarea angiospermelor. În diferite provincii floristice, 50-75% dintre speciile cretacice încep să dispară în Paleogen. Pe de altă parte, această extincție de plante cretacice nu a fost mai mare decât extincția floristică de la granița Paleocen-Eocen.

În unele zone din New Mexico, polenul de angiosperme este brusc înlocuit cu spori de ferigi, ceea ce indică o catastrofă locală (incendii de pădure, revărsări de ape etc.).

Timpul extincției. Extincția care separă erele Mesozoic și Neozoic marchează, mai exact, granița dintre epocile Maastrichtian și Danian – ultima epocă a Cretacicului și prima epocă a Paleogenului. Această graniță (K-T) este, în general, fixată la 65 milioane de ani în urmă. Referitor la durata extincției, criteriile paleobiologice (prima apariție a plantelor și animalelor care sunt tipic terțiare) nu sunt cele mai exacte. O corelare bună se poate stabili între seriile marine răspândite în toată lumea, dar este foarte dificil de corelat asociații marine, de apă dulce și terestre.

Datarea radiometrică asigură o rezoluție de circa 1 milion de ani pentru evenimente de 65 milioane ani vechime. O precizie ceva mai mare este asigurată prin raportarea la secvențele de inversiune a câmpului magnetic al Pământului (periodic, polaritatea planetei se inversează). Cauza specifică a acestor inversiuni este necunoscută. Direcția de polaritate este înregistrată în mineralele feroase din roci sedimentare dar și magmatice. Conform acestor date, extincția a culminat în intervalul de polaritate inversă 29R care a durat 500000 ani.

O cale mult mai precisă de datare a graniței K-T o poate constitui prezența unei concentrații anormal de ridicate de *iridium*, un metal din grupa platinei. Iridiul este extrem de rar în rocile scoarței terestre, ajungând numai la 0,3 părți per miliard. L. Alvarez a descoperit în 1980 la Gubbio, în Italia, într-un strat subțire de argilă de la sfârșitul Cretacicului, o concentrație a iridiului de 6,3 părți per miliard, adică mai mult de 20 de ori decât nivelul normal al

concentrației. Ulterior, astfel de concentrații anormal de ridicate ale iridiului au mai fost descoperite în aproape 50 de localități din toată lumea. Sedimentele conținând iridiu au fost depuse într-o perioadă foarte scurtă de timp, câteva mii de ani, dacă judecăm după grosimea lor foarte mică (stratul de argilă bogată în iridiu are circa 1 cm grosime).

Ipoteze ale extincției. Evenimentele majore terestre care s-a dovedit a fi avut loc la sfârșitul Cretacicului au fost:

- o răcire globală, progresivă, a climei;
- o mare regresiune marină;
- o activitate vulcanică de proporții care a dus la formarea podișului Deccan din India;
- impactul dintre un asteroid și Terra în zona actualei peninsule Yucatan (America Centrală).

Studiul acestor evenimente a permis elaborarea a trei modele de extincție care să includă și dinosaurii: extincția graduală, extincția catastrofică și extincția prin cauze mixte, care se bazează pe factori ce au acționat gradual, și pe factori catastrofici.

a. Extincția graduală. Răcirea generală a climei evidențiată pe parcursul Maastrichtianului, corelată cu o mare regresiune marină, care a determinat reducerea sau dispariția unor bazine epicontinentale, a putut determina schimbări esențiale în comunitățile de organisme. Bazinele epicontinentale extinse asigurau în Cretacic o climă caldă, umedă și constantă. Diferența între temperaturile minime și cele maxime nu era așa de mare ca în perioadele ce vor urma. Aceste condiții erau foarte favorabile dezvoltării dinosaurilor care erau direct dependenți de surse externe de căldură.

Răcirea climei în ultimele 20 de milioane de ani ale Cretacicului, evidențiată prin dozarea unor izotopi, este reflectată și de caracteristicile florei. În America de Nord, speciile de plante care aveau frunze cu marginile întregi, în Cretacicul superior, sunt înlocuite în Paleogen de specii cu frunze căzătoare și marginile serate. Apar păduri formate din specii ale unor familii tipic temperate: Aceraceae, Betulaceae, Salicaceae, Cercidiphyllaceae, Fagaceae. Multe gimnosperme adaptate la condiții climatice stabile (Cycadales, Araucariaceae) sunt înlocuite de conifere precum *Metasequoia, Thuya, Taxodium.* Media anuală a temperaturii în vestul Americii de Nord era cu aproape 10 ^{0}C mai scăzută în Paleocenul inferior față de sfârșitul Cretacicului.

Totodată, către sfârșitul Mesozoicului, încep să se înalțe sistemele de munți ale Geosinclinalului Tethys, fapt care duce la ridicarea nivelului uscatului și accentuarea diferențelor climatice. În conformitate cu modelul fiziologic al dinosaurilor, expus în capitolul anterior, aceștia erau mult mai vulnerabili la deteriorarea climei decât mamiferele placentare.

Această explicaţie este bine întemeiată dar rămân unele aspecte mai puţin înţelese:

- de ce nu au persistat specii de dinosauri în regiuni care au rămas mereu calde şi umede (centrul Africii, America de Sud etc.), dacă nu până în prezent, măcăr până în Terţiar?

- de ce au dispărut brusc, la scara timpului geologic, dinosauri care păreau că se află în plin avânt evolutiv la sfârşitul Cretacicului (hadrosauri, ceratopsieni, ankilosauri, unele theropode)?

Speciile de dinosauri, care au dispărut pe parcursul Mesozoicului, au fost mereu înlocuite de altele. De exemplu, din 19 genuri de dinosauri cunoscuţi la sfârşitul Jurasicului în Formaţiunea Morrison (Montana), 9 au supravieţuit în Cretacic. În schimb, din cele 20 de genuri de dinosauri, care sunt cunoscute la sfârşitul Cretacicului în Formaţiunea Hell Creek (Montana), toate au dispărut la finalul acestei perioade. Unii autori consideră că de fapt nu a crescut numărul extincţiilor, ci mai curând a scăzut numărul apariţiilor de specii noi. În acest caz, stingerea unui grup trebuie pusă pe seama supraspecializării, a scăderii capacităţii de adaptare şi de concurenţă în noile ecosisteme. Dar aceste extincţii normale, ce ţin de procesul evolutiv (cum ar fi extincţia trilobiţilor), nu sunt rapide şi concomitente în toate regiunile geografice.

b. Extincţia catastrofică. Această ipoteză are trei variante: extincţia cauzată de coliziunea Pământului cu un asteroid, extincţia cauzată de o activitate vulcanică intensă şi violentă sau extincţia cauzată de ambele fenomene.

I m p a c t u l c u u n a s t e r o i d. Descoperirea unei concentraţii anormal de ridicate de iridiu în depozitele terestre şi marine ale Cretacicului terminal din toată lumea a oferit un indiciu preţios pentru explicarea extincţiei în masă. Iridiul se găseşte în concentraţii extrem de mici în scoarţa terestră, în schimb el este mai abundent în meteoriţi şi în cenuşa vulcanică. L. Alvarez a emis ipoteza impactului Pământului cu un asteroid care ar fi avut circa 10-16 km în diametru. Acest impact ar explica prezenţa iridiului în concentraţie mare, uniform pe toată suprafaţa Pământului în stratul de argilă de 65 de milioane de ani vechime. Descoperirile ulterioare au făcut ca această ipoteză să câştige tot mai mult în importanţă.

În anul 1991, geofizicienii au descoperit spre extremitatea Peninsulei Yucatan (Mexic) o mare structură circulară care reuneşte toate caracteristicile unui crater. Acoperită de câteva mii de metri de sedimente şi parţial şi de apa oceanului, această structură circulară, cu diametrul de circa 280 de kilometri, s-a dovedit a fi un crater – cel mai mare cunoscut pe Pământ. Vârsta acestui crater, calculată pe baza izotopilor de argon din roca topită găsită la baza depresiunii, este de 64,98 +/- 0,05 milioane ani. Datarea picăturilor de rocă sticloasă (rocă topită şi cristalizată rapid), găsite în sedimentele de la limita K-T la periferia Golfului Mexic, a dat vârsta de 65,01 +/- 0,08 milioane ani. Cristale de cuarţ „şocat" (cu deformări lamelare cauzate de o coliziune la mare viteză) de aceeaşi vechime confirmă şi ele ipoteza impactului. De asemenea, s-au descoperit granule de

magnetite nichelifere de origine meteorică în sedimente marine de la limita K-T sau depozite de „tzunami" cauzate de valurile uriaşe care au măturat continentele.

Efectele unui impact cu un corp cosmic de 10 km diametru au fost dezastruoase la scara întregii planete. La pătrunderea în atmosferă, cu viteza de 240 mii de km/h, s-a produs un bang sonic devastator, apoi impactul cu solul. Locul unde a căzut asteroidul era format din calcare bogate în oxizi de sulf. Cantităţi imense de material s-au ridicat în atmosferă, înconjurând Pământul şi ecranând lumina solară. Acest întuneric a durat câteva luni iar temperatura a scăzut, instalându-se o iarnă asteroidală. Procesul de fotosinteză a fost grav avariat la scară planetară. Particule de rocă topită au fost proiectate în straturile superioare ale atmosferei, prin culoarul de vid produs de trecerea rapidă a asteroidului prin atmosferă, căzând apoi uniform pe tot Pământul. Fragmente incandescente au fost proiectate la distanţe mari, producând incendii ale pădurilor. Argila de la limita K-T conţine funingine care ar proveni din arderea unei vegetaţii echivalentă cu jumătatea pădurilor de astăzi.

Dioxidul de carbon şi dioxidul de sulf, degajate din sedimentele vaporizate, au produs, după iarna asteroidală, un efect de seră care a dus la încălzirea excesivă a atmosferei, omorând din organismele care scăpaseră până acum. Au apărut ploi acide pe toată planeta, dioxidul de sulf în prezenţa vaporilor de apă producând acid sulfuric. Încălzirea accentuată a atmosferei în timpul impactului ar fi fost suficientă pentru ca oxigenul şi azotul din aer să se combine. Oxidul de azot rezultat ar fi căzut pe suprafaţa Pământului sub forma unei ploi de acid nitric. Acest fapt ar explica dispariţia masivă a plantelor şi nevertebratelor marine al căror schelet calcaros este solubil în acizi diluaţi.

Aceste efecte globale catastrofice ale impactului ar fi fost suficiente pentru extincţia faunei de dinosauri.

În linii mari această ipoteză continuă să fie acceptată de majoritatea oamenilor de ştiinţă. Anumite detalii ale ipotezei sunt însă contestate. De exemplu, cea mai mare perioadă de extincţie a plantelor de uscat, apropiată de graniţa K-T, este, stratigrafic, cu 3 până la 6 m deasupra nivelului bogat în iridiu (adică 50 de mii până la 90 mii de ani mai târziu).

Concluzia finală asupra acestei ipoteze este că un impact cosmic a avut loc la sfârşitul Cretacicului, dar importanţa acestuia în marea extincţie a fost mai mult sau mai puţin exclusivă.

V u l c a n i s m a c c e n t u a t. Acum 65 de milioane de ani, în timpul perioadei de polaritate inversă 29R, au avut loc puternice erupţii bazaltice în India, formând actualul podiş Deccan. Aceste erupţii s-au desfăşurat, cu intermitenţă, timp de 500 mii de ani. Descoperirea stratului bogat în iridiu în interiorul stratelor formate prin scurgerea lavelor bazice indică faptul că erupţiile din India începuseră înaintea căderii asteroidului şi au continuat şi după aceea. Cantităţile de cenuşă şi gaze vulcanice ar fi putut produce, în acest timp, efecte comparabile cu cele ale unei ierni asteroidale. Depozitele imense de strate bazaltice, apărute prin scurgeri succesive, care se văd astăzi în Podişul Deccan, sunt într-adevăr impresionante. Aceste evenimente au întreţinut un timp mai îndelungat condiţii defavorabile pentru vieţuitoarele de atunci.

Dacă până la confirmarea impactului cu un asteroid, ipoteza vulcanismului se oferea ca alternativă pentru explicarea abundenței iridiului și extincției viețuitoarelor, acum, cele două ipoteze converg spre o concluzie unică – faptul că *evenimente catastrofice, de origine terestră și extraterestră, au acționat în același timp, producând schimbări radicale în condițiile mediilor de viață.* Unii autori cred că extincția cretacică a fost cauzată în proporție de 2/3 de vulcanism și 1/3 de impactul Pământului cu un asteroid.

Mult timp a fost dificil să se explice caracterul selectiv al extincției de la sfârșitul Cretacicului. De ce dinosaurii au dispărut în totalitate, în timp ce alte reptile precum crocodilii, șopârlele, șerpii și broaștele țestoase au supraviețuit fără să fie afectate? Răspunsul are în vedere ruptura unor verigi din lanțurile trofice bazate pe vegetație. S-a constatat, în mai multe locuri din America de Nord, că anomalia concentrației de iridiu de la limita K-T este însoțită de o perturbare accentuată a florei. O dată cu creșterea concentrației de iridiu se constată și o creștere a numărului de spori de ferigi și o scădere a polenului de angiosperme. Deasupra stratului bogat în iridiu, raportul între ferigi și plantele cu flori revine la normal. S-a imaginat că, datorită ecranării soarelui în timpul iernii asteroidale, plantele cu flori s-au diminuat iar ferigile s-au dezvoltat. Dispariția temporară a unei mari părți din vegetație a condus la o ruptură în lanțurile trofice. Au dispărut, mai întâi, dinosaurii erbivori apoi dinosaurii carnivori, din lipsa prăzii. În schimb, lanțurile trofice bazate pe materie organică în descompunere și în suspensie din apele dulci au fost puțin afectate. Așa se explică supraviețuirea, dintre vertebrate, a diferiți pești de apă dulce, amfibieni, broaște țestoase și crocodili. De asemenea, animale precum micile mamifere, ce aparțineau unor lanțuri trofice bazate pe materie organică conținută în humus (viermi, insecte etc.), au supraviețuit tranziției K-T.

c. Extincția prin cauze mixte. Existența tuturor evenimentelor terestre majore enunțate anterior a fost confirmată iar acțiunea acestora asupra vieții nu poate fi pusă la îndoială. Concluzia care se poate desprinde din această analiză este că la sfârșitul Cretacicului s-au suprapus mai multe evenimente nefaste pentru biosferă, fiind fatale pentru multe dintre organisme. Declinul dinosaurilor, ca și al altor organisme, se pare că *era deja început* iar evenimentele catastrofice care au avut loc nu au făcut decât să radicalizeze acest proces. Multe grupe de reptile erau deja dispărute sau în declin evident. În domeniul marin, ichthyosaurii erau dispăruți la sfârșitul Cretacicului (de aproape 30 milioane ani) iar dintre plesiosauri mai rămăseseră doar patru genuri în Maastrichtian. Dintre pterosauri, mai erau numai trei genuri iar dintre dinosauri, în jur de numai 12 genuri persistă până la sfârșitul Maastrichtianului. Reducerea numărului de dinosauri se constată de la nord spre sud, ceea ce corespunde cu evoluția climatului în Cretacicul superior. Răcirea climei, provocată pe termen lung de regresiunea marină și orogeneze iar pe termen scurt de vulcanismul persistent din finalul Cretacicului, a grăbit mult extincția elementelor de faună mesozoică. Impactul unui asteroid cu Pământul, tot în această perioadă, a dus

practic instantaneu, la scara timpului geologic, la moartea puţinelor specii de dinosauri care supravieţuiseră, eventual, până în acel moment.

Noile descoperiri paleontologice vor completa şi dezvolta tabloul extincţiei dinosaurilor.

Infraclasa Lepidosauromorpha

Această infraclasă reprezintă direcţia evolutivă care a dat naştere şopârlelor şi şerpilor – cele mai numeroase reptile din fauna actuală. Principalele caracteristici ale lepidosauromorfelor sunt:

- menţin postura orizontală şi mişcarea medio-laterală a membrelor, ca şi primele tetrapode; ondularea laterală a coloanei vertebrale este un element important al locomoţiei şi atinge expresia extremă la şerpi;
- autopodul păstrează trăsăturile generale de la primele diapside;
- prezenţa unui *sternum* mare la primele forme (Fig. 147), prin care se deosebesc de diapsidele primitive şi de archosauromorfe. Un os cu acelaşi nume apare, în forme diferite, la unii archosauri, păsări şi mamifere, dar este sigur o structură *neomoloagă* deoarece strămoşii comuni ai acestor amniote nu prezentau stern. Acest stern constituie o bază pentru rotaţia în plan orizontal a coracoidelor, împiedicând deplasarea posterioară a scapulocoracoidelor atunci când piciorul este retras, fapt care a permis creşterea forţei şi lungimii pasului membrelor anterioare.

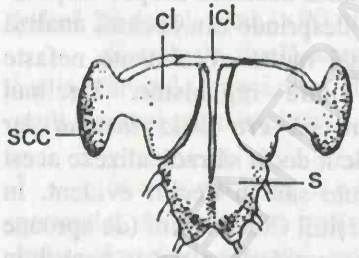


Fig. 147. Sternul la lepidosauromorfe (*Sphenodon*, Actual) (după R. Carroll, 1988); cl – claviculă; icl – interclavicular; s – stern; scc – scapulocoracoid.

- fosele temporale îşi pierd individualitatea prin reducerea, treptată, a arcurilor temporale. Nu există fose preorbitare. La lepidosauromorfe, oasele scvamosal şi postorbital nu au formă trifurcată aşa cum sunt cele de la archosauromorfe.

Clasificare. Infraclasa Lepidosauromorpha cuprinde Ordinul Eosuchia, care grupează tipurile arhaice de lepidosauromorfe, alături de Ordinele Sphenodontia şi Squamata ce constituie, împreună, Supraordinul Lepidosauria.

Ordinul Eosuchia

Cuprinde reptile de talie mică, asemănătoare şopârlelor, datate din Permianul superior şi Triasicul inferior. Genul cel mai bine cunoscut este *Youngina* (Familia Younginidae) din Permianul superior al Africii de Sud (Fig. 148-A). Craniul prezintă condiţia diapsidă primitivă având ferestre temporale largi, complet închise şi păstrează în partea sa posterioară oasele supratemporale şi tabulare. Orificiul pineal este prezent. Dinţii sunt mici şi situaţi pe oasele maxilare şi palatine; dinţii maxilari sunt dispuşi, separat, în alveole.

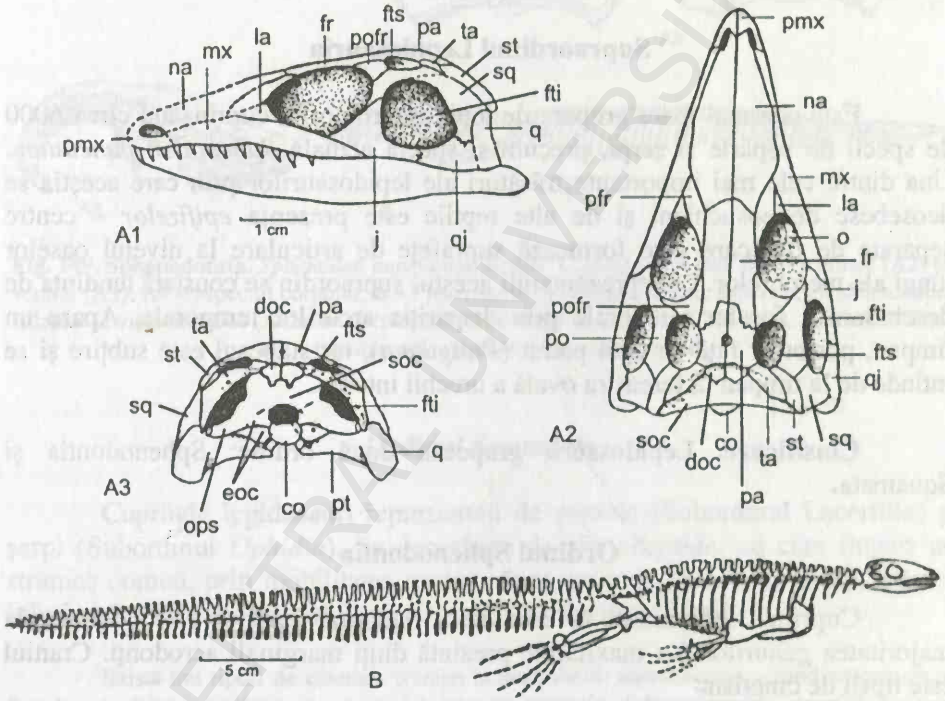


Fig. 148. Eosuchia. *Youngina capensis*, Permian superior. Craniul în vedere dorsală (A1), laterală (A2) şi posterioară (A3); B – *Hovasaurus*, Permian superior, un eosuchian acvatic (A din Z. Feider şi colab., 1967; B după Currie, 1881, după R. Carroll, 1988); co – condil occipital (format în cea mai mare parte a sa din bazioccipital şi mai puţin din exoccipitale); doc – dermoccipital; eoc – exoccipital; fr – frontal; f.t.i. şi f.t.s. – fosă temporală inferioară şi fosă temporală superioară; j – jugal; la – lacrimal; mx – maxilar; na – nazal; o – orbită; ops – opistotic; pa – parietal; pmx – premaxilar; pfr – prefrontal; po – postorbital; pofr – postfrontal; pt – pterigoid; q – pătrat; qj – pătratojugal; soc – supraoccipital; ; sq – scvamosal; st – supratemporal; ta – tabular.

Pe lângă eosuchienii terestri, la fel ca în cazul majorității grupelor de diapside primitive, s-au specializat unele forme și la viața acvatică. Un exemplu este genul *Hovasaurus* (Fig. 148-B) din Permianul superior (Madagascar) din Familia Tangasauridae, cu corpul de circa 50 cm lungime, din care coada reprezintă mai mult de jumătate. Vertebrele codale au apofizele neurale și hemale bine dezvoltate. Membrele au autopodul mărit, dar nu sunt transformate în palete. Propulsia corpului în apă se făcea prin ondularea laterală a cozii. La acest gen s-au descoperit gastrolite, pietre care, probabil, erau înghițite ca balast necesar la scufundare sau la hrănirea subacvatică.

Supraordinul Lepidosauria

Este cea mai mare grupare de lepidosauromorfe, cuprinzând circa 6000 de specii de șopârle și șerpi, precum și specia actuală *Sphenodon punctatum*. Una dintre cele mai importante trăsături ale lepidosaurilor prin care aceștia se deosebesc de eosuchieni și de alte reptile este prezența *epifizelor* – centre separate de osificare care formează suprafețe de articulare la nivelul oaselor lungi ale membrelor. La reprezentanții acestui supraordin se constată tendința de deschidere a foselor temporale prin dispariția arcurilor temporale. Apare un timpan, posterior față de osul pătrat (*Paliguana*), iar stapesul este subțire și se întinde de la timpan la fereastra ovală a urechii interne.

Clasificare. Lepidosaurii grupează două ordine: Sphenodontia și Squamata.

Ordinul Sphenodontia

Cuprinde lepidosauri la care arcul temporal inferior este complet, la majoritatea genurilor, iar maxilarele prezintă dinți marginali acrodonți. Craniul este lipsit de cinetism.

În stare fosilă se cunosc din perioada Triasic superior-Cretacic inferior. În fauna actuală a supraviețuit o singură specie, *Sphenodon punctatum* (Fig. 149-A) din Noua Zeelandă („hatteria"), la care fosa temporală inferioară este completă. Amintim că și acest grup a dat o ramură specializată la viața acvatică, pleurosaurii (Familia Pleurosauridae), caracterizată prin alungirea capului, trunchiului și a cozii, nările situate posterior, membrele scurte, netransformate în palete înotătoare (*Pleurosaurus*, Jurasic superior-Cretacic inferior, Fig. 149-B).

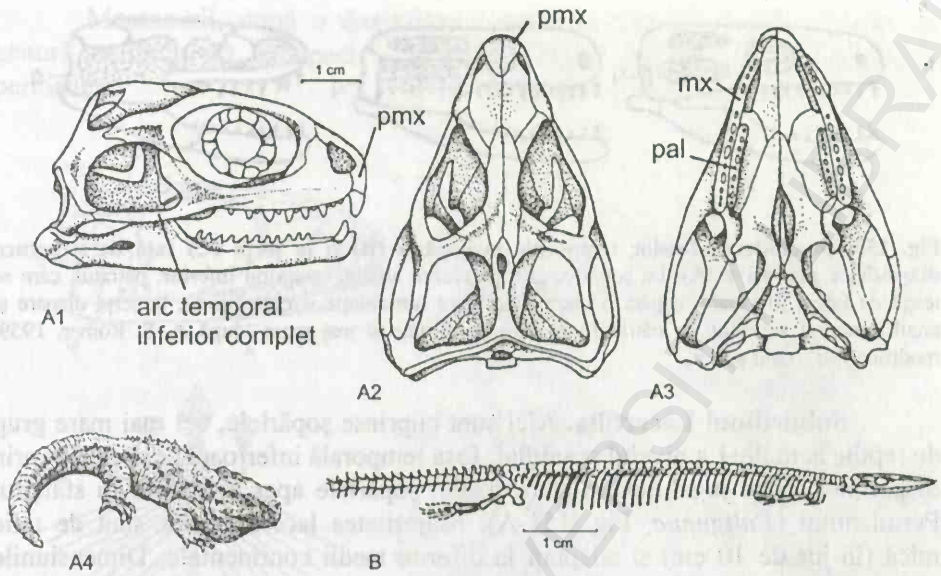


Fig. 149. Sphenodontia. *Sphenodon punctatum*, Actual. Craniul văzut lateral (A1), dorsal (A2) şi ventral (A3); A4 – aspectul corpului; B – *Pleurosaurus goldfussi*, Jurasic superior, un sfenodontid adaptat la viaţa acvatică (A din M. Benton, 2000; B după R. Carroll, 1985, din R. Carroll, 1988); mx – maxilar; pal – palatin; pmx – premaxilar.

Ordinul Squamata

Cuprinde lepidosauri reprezentaţi de şopârle (Subordinul Lacertilia) şi şerpi (Subordinul *Ophidia*). Se deosebesc de sfenodontide, cu care împart un strămoş comun, prin mobilitatea osului pătrat, articulat între scvamosal şi falca inferioară – condiţie numită *streptostilică*. Craniul este cinetic.

Există trei tipuri de cinetism cranian la lacertilieni: *metacinetism* – când articularea se face la extremitatea posterioară a craniului, între neurocraniu şi dermatocraniu, permiţând rotaţia acestuia din urmă faţă de primul; *mesocinetism* – când articularea se face în dermatocraniu, în spatele orbitelor; *procinetism* – când articularea se face în dermatocraniu, în faţa orbitelor. La aceste mişcări se adaugă şi marea mobilitate a pătratului (streptostilia). Cinetismul cranian face ca fălcile să se închidă cu o forţă ce acţionează perpendicular pe hrană. La craniul acinetic, forţa de închidere a fălcilor nu cade perpendicular pe hrană şi de aceea hrana poate fi scăpată din gură.

Faţă de condiţia diapsidă primitivă, la squamate fosele temporale suferă un proces treptat de deschidere prin dispariţia mai întâi a arcului inferior, la lacertilieni, şi apoi a arcului superior, la ofidieni (Fig. 150).

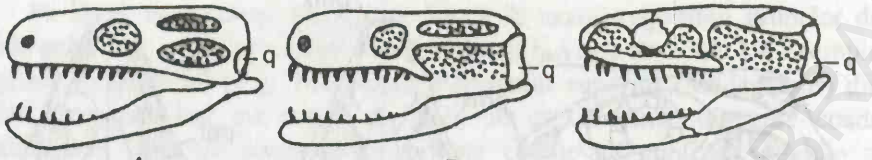


Fig. 150. Deschiderea foselor temporale la şopârle (B) şi la şerpi (C) faţă de structura diapsidelor primitive (A). La şopârle, prin pierderea arcului temporal inferior, pătratul, care se leagă de falca inferioară, capătă o mare mobilitate (articulaţie streptostilică); la şerpi dispare şi arcul temporal superior iar pătratul capătă o mobilitate şi mai mare (după A. S. Romer, 1959, modificat); q – osul pătrat.

Subordinul Lacertilia. Aici sunt cuprinse şopârlele, cel mai mare grup de reptile actuale. La nivelul craniului, fosa temporală inferioară se deschide prin dispariţia pătrato-jugalului. În stare fosilă, şopârlele apar începând cu sfârşitul Permianului (*Paliguana,* Fig. 151-A). Majoritatea lacertilienilor sunt de talie mică (în jur de 10 cm) şi adaptaţi la diferite medii continentale. Dimensiunile reduse sunt, de regulă, explicate prin specializarea lor la regimul insectivor. Acest grup a mai dat specializări la saltul planat şi la viaţa acvatică. Astfel, în Triasic, apar tipuri cu coastele mult extinse lateral şi unite printr-o membrană tegumentară (*Kuehneosaurus,* Fig. 151-B) care amintesc de actuala şopârlă arboricolă şi planoare *Draco.*

În Suprafamilia Varanoidea sunt cuprinse cele mai mari şopârle actuale (*Varanus*), ce ajung la 3,50 m lungime. Tot aici se includ trei familii de şopârle acvatice: Dolichosauridae (Cretacic superior), Aigialosauridae (Jurasic superior-Cretacic superior) şi Mosasauridae (Cretacic superior). Dintre acestea, cea mai spectaculoasă a fost Familia Mosasauridae.

Familia Mosasauridae. Mosasaurii au fost reptile marine de talie mare (2-12 m lungime), cu trunchiul şi coada lungi, înguste, sugerând un mod de înot anguiliform. Membrele sunt transformate în palete înotătoare care serveau mai mult la echilibrare şi cârmă, decât pentru propulsie (Fig. 151-C-D). Paletele îşi extind suprafaţa prin creşterea numărului de falange – *polifalangie* – dar nu prezintă şi fenomenul de *polidactilie* (multiplicarea numărului de degete). Cutia craniană şi urechea medie prezintă specializări pentru înotul la adâncime (timpanul calcifiat), comparabile cu cele ale mamiferelor marine moderne. Dinţii sunt mari, conici, în general, fixaţi în alveole, adaptaţi la regimul ihtiofag. La unele genuri (*Globidens,* Fig. 151-E), coroana dinţilor este hemisferică, adaptare la hrănirea cu moluşte sau alte animale cu cochilii dure.

Tylosaurus (Fig. 151-F) (Cretacic superior) este unul dintre cei mai mari prădători marini de la sfârşitul Mesozoicului, putând depăşi 10 m lungime.

Mosasaurii, după o dezvoltare intensă în Cretacicul superior (20 de genuri cu circa 40 de specii cunoscute), dispar definitiv la finele acestei perioade.

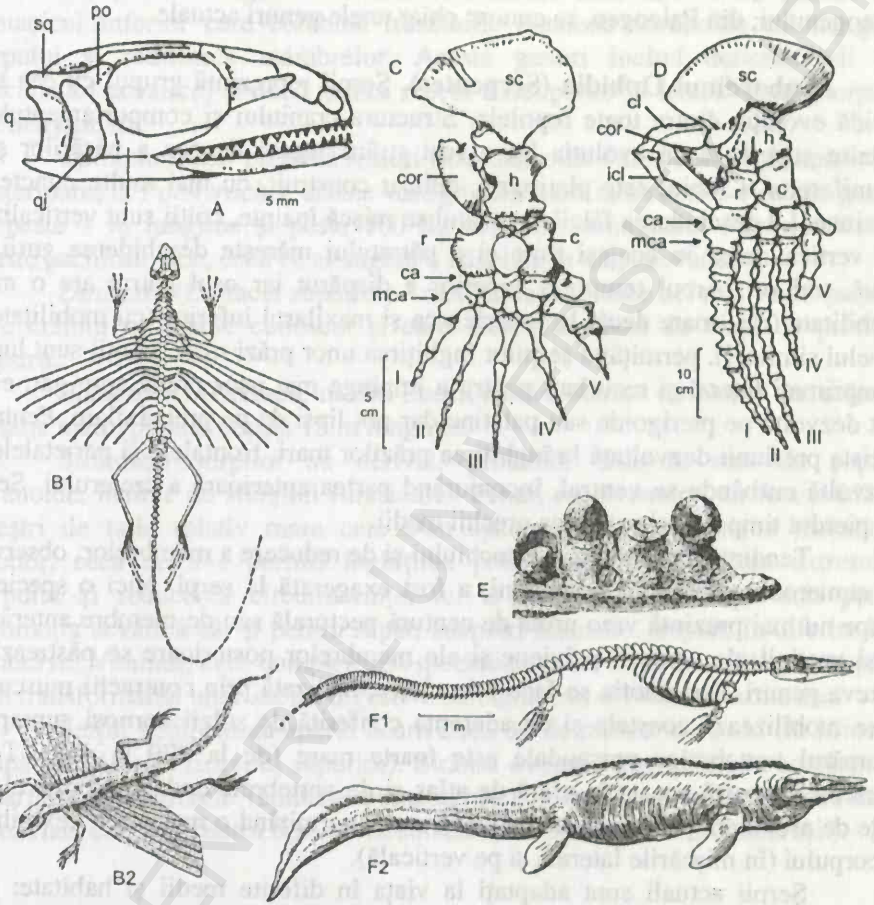


Fig. 151. Lacertilia. A – *Paliguana*, Permian superior; craniul văzut lateral; B – *Kuehneosaurus*, schelet (B1) şi reconstituire (B2); C şi D – mebrele anterioare stângi a două specii de mosasauri (Cretacic superior): C – *Clidastes velox*; D – *Plotosaurus tuckeri*; E – fragment de maxilar al mosasaurului *Globidens alabamaensis*, Cretacic superior; F – *Tylosaurus dyspelor*: scheletul (F1) şi reconstituire (F2) (A după A. S. Romer, 1966; B1 după Robinson, din A. S. Romer, 1966; B2 din B. Cox; C după Marsh, din J. Piveteau, 1955; D după Camp, din J. Piveteau, 1955; E după Gilmore, din J. Piveteau, 1955; F1 după Osborn, din J. Piveteau, 1955; F2 după D. Patrulius, 1971); c – cubitus; ca – carpiene; cl – claviculă; cor – coracoid; h – humerus; icl – interclavicular; mca – metacarpiene; po – postorbital; q – pătrat; qj – pătratojugal; r – radius; sc – scapular; sq – scvamosal; I-V – degete.

Distribuție stratigrafică. Lacertilienii provin, împreună cu sfenodontele, din eosuchienii primitivi din Permian. Infraordinele de șopârle actuale au evoluat începând de la sfârșitul Jurasicului. Majoritatea familiilor actuale de șopârle se găsesc în stare fosilă de la sfârșitul Cretacicului și începutul Paleogenului; din Paleogen, se cunosc chiar unele genuri actuale.

Subordinul Ophidia (Serpentes). Șerpii reprezintă grupul cu cea mai rapidă evoluție dintre toate reptilele. Structura craniului și comportamentul de hrănire sugerează că evoluția lor a fost strâns legată de cea a păsărilor și a mamiferelor. Craniul este platibazic, delicat construit, cu mai multe puncte de flexiune. La deschiderea fălcilor, palatul se mișcă înainte, colții sunt verticalizați iar verticalizarea în același timp și a pătratului mărește deschiderea gurii de două, trei ori. Arcul temporal superior a dispărut iar osul pătrat are o mare mobilitate (mai mare decât la șopârle), ca și maxilarul inferior (cu mobilitate la nivelul simfizei), permițând șerpilor înghițirea unor prăzi mari. Dinții sunt lungi, comprimați lateral și recurbați pentru a împinge mai ușor prada spre gât; ei se pot dezvolta pe pterigoide sau palatine dar pot lipsi de pe premaxilare. Pentru a rezista presiunii dezvoltată la înghițirea prăzilor mari, frontalele și parietalele se dezvoltă curbându-se ventral, înconjurând partea anterioară a creierului. Șerpii au pierdut timpanul și cavitatea urechii medii.

Tendința de alungire a trunchiului și de reducere a membrelor, observată la numeroase grupe de lacertilieni, a fost exagerată la șerpi. Nici o specie de șarpe nu mai prezintă vreo urmă de centură pectorală sau de membre anterioare deși vestigii ale centurii pelviene și ale membrelor posterioare se păstrează la câteva genuri. Locomoția se face prin târâre, realizată prin contracții musculare care mobilizează coastele și cu aderența conferită de solzii cornoși suprapuși. Numărul vertebrelor precaudale este foarte mare (de la 120 la 454). Toate vertebrele poartă coaste în afară de atlas și de vertebrele codale. Vertebrele au fețe de articulare pe laturile arcurilor neurale, permițând o mai mare flexibilitate a corpului (în mișcările laterale și pe verticală).

Șerpii actuali sunt adaptați la viața în diferite medii și habitate: prin ierburi, printre pietre, în nisip, în subteran, în arbori și acvatici (ape dulci și marine).

Originea șerpilor. Prin caracterele lor mai puțin specializate, șerpii se aseamănă cu șopârlele și se crede, în general, că au evoluat din acest grup. Cea mai importantă trăsătură nouă pe care toate speciile de șerpi și de șopârle o au în comun este organul copulator pereche. Dintre șopârlele actuale, cele mai pregnante asemănări cu șerpii le prezintă varanoidele. Aceste asemănări constau în forma limbii (bifurcată), modul de înlocuire a dinților și prezența unei

articulații intramandibulare. La ambele grupe, organul lui Jacobson este o structură senzorială foarte importantă. Dar, spre deosebire de numeroase alte grupe de șopârle, varanoidele moderne prezintă o mică tendință de reducere a membrelor și de alungire a trunchiului. Există însă mai multe genuri din Cretacicul inferior care combină trăsăturile craniene varanoide cu alungirea corpului și reducerea membrelor. Aceste genuri includ dolichosaurii (cu specializări acvatice) și două genuri recent descoperite în Israel: *Ophiomorphus* și *Pachyrachis*.

Ophiomorphus prezintă resturi bine dezvoltate ale centurii și membrelor posterioare; la *Pachyrachis,* aceste vestigii sunt mult mai reduse. Ambele genuri au peste 1 m lungime și peste 100 de vertebre precaudale. *Pachyrachis* are coaste pachiostozice, ceea ce ar sugera o adaptare la viața acvatică.

Dinilysia (Cretacic superior, America de Sud) este cel mai vechi șarpe la care craniul este bine cunoscut și care indică un mod de viață de prădător terestru.

Palaeophis (Cretacic mediu-Eocen mediu, Africa de Nord) era o formă de talie mare, putând depăși 15 m lungime.

Strămoșii șerpilor au derivat, probabil, dintr-un stoc de șopârle varanoide, înainte de sfârșitul Jurasicului. Primii reprezentanți au fost prădători tereștri de talie relativ mare care s-au specializat prin creșterea mobilității fălcilor, ceea ce le-a permis înghițirea prăzii întregi. Alungirea extremă a corpului și reducerea circumferinței lui ar fi preadaptat șerpii atât pentru locomoția acvatică cât și pentru săpat, adaptări realizate, treptat, în diferite linii evolutive. Veninul, care completează specializarea la viața de prădător, a apărut prin transformarea unor sucuri digestive care grăbeau digerarea țesuturilor.

Șerpii veninoși au apărut acum circa 30 de milioane de ani (în Miocen) (după alte date în Eocenul superior). Strânsa evoluție a șerpilor, în corelație cu păsările și mamiferele (animale homeoterme), a dus la apariția unor structuri senzoriale cefalice pentru detectarea surselor de căldură (radiații infraroșii).

Diviziunea Euryapsida

Cuprinde reptile marine mesozoice cu craniul de tip *euriapsid,* tip care se consideră derivat din structura diapsidă lepidosauromorfă. Principalele forme aparțin Supraordinului Sauropterygia la care se alătură și reprezentanții Ordinului Placodontia, ca forme mai primitive, dar a căror poziție sistematică este încă controversată.

Ordinul Placodontia

Placodontele sunt reptile triasice cu o redusă specializare la viața marină. În general, se consideră că placodontele au origine comună cu cea a nothosaurilor, motiv pentru care au fost clasificate alături de aceştia în Subclasa Euryapsida. Corpul placodontelor este robust, de până la 3 m lungime, aplatizat dorso-ventral, cu membrele moderat specializate ca palete înotătoare. Gâtul este scurt. Coada este lungă şi turtită lateral dar nu are forma unui organ propulsor specializat.

Craniul (Fig. 152-C) are o structură solidă, cu o pereche de fose temporale situate dorsal şi delimitate (în mod unic) de oasele scvamosal, postorbital, postfrontal şi parietal. Trăsăturile craniului nu indică o afinitate strânsă cu vreun grup de reptile acvatice sau de amniote primitive. La majoritatea placodontelor, dinții de pe oasele maxilare (de tip tecodont) şi palatine erau aplatizați şi masivi, de forma pietrelor de pavaj, specializați la sfărâmatul cochiliilor sau al carapacelor. Dinții sunt fie toți ascuțiți, fie cei anteriori alungiți şi proclivi iar cei posteriori aplatizați (Fig. 152-C1). La unele forme, dinții sunt reduşi. Centurile şi membrele sunt slab osificate. Claviculele şi interclavicularul sunt bine dezvoltate. Coastele sunt foarte late.

Pe partea dorsală a trunchiului era prezent un schelet osos dermic, la unele genuri acesta fiind foarte dezvoltat. La *Placodus*, centura pectorală prezintă un interclavicular scurt şi lat care se întinde, ca şi la nothosauri, sub clavicule (Fig. 153-A). Centura pelviană, ca adaptare la viața acvatică, prezintă un ilion redus iar pubisul şi ischionul sunt foarte mari, formând o placă osoasă ventrală pentru susținerea articulației femurului (Fig. 153-B).

Gastralia (coastele abdominale) (Fig. 152-A, Fig. 154) este bine dezvoltată la toate placodontele, având aspectul unui grilaj protector al organelor viscerale, la partea ventrală a abdomenului. Împreună cu coloana vertebrală şi coastele adevărate, gastralia participă la alcătuirea unui fel de tunel osos în jurul organelor toraco-abdominale ale corpului.

Placodontele trăiau, probabil, în ape marine litorale, la mică adâncime.

Placodus (Fig. 152-A-B) (Triasic, Europa), de 1,50-2,80 m lungime, avea corpul alungit şi coada lungă. Premaxilarele prezintă dinți lați ca niște lopeți iar maxilarele şi palatinele dinți masivi, dreptunghiulari sau cu marginea rotunjită. Deasupra apofizelor neurale prezintă un singur şir de osicule dermice. Ducea viață amfibie, litorală.

Unele placodonte au realizat o morfologie convergentă cu cea a chelonienilor, precum genurile *Henodus* şi *Placochelys*.

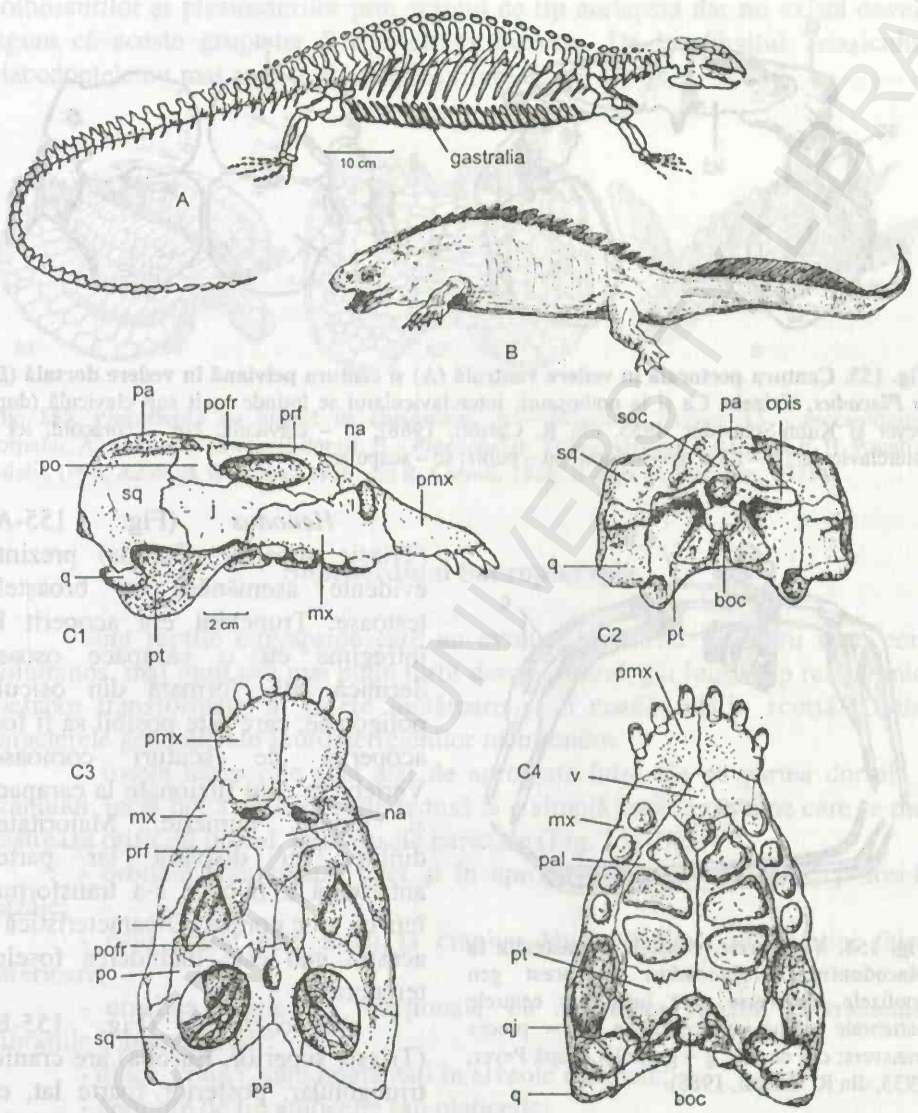


Fig. 152. Placodontia. A – *Placodus gigas*, Triasic – scheletul reconstituit; B – reconstituirea corpului; C – craniu de *Placodus*, Triasic, în vedere laterală (C1), occipitală (C2), dorsală (C3) şi palatină (C4) (A după Peyer, 1950, din R. Carroll, 1988; B după Atlas Zool., 1983, C după Peyer şi Kuhn-Schnyder, 1955, din R. Carroll, 1988); boc – bazioccipital; j – jugal; mx – maxilar; na – nazal; opis – opistotic; pa – parietal; pal – palatin; pofr – postfrontal; pmx – premaxilar; po – postorbital; prf – prefrontal; pt – pterigoid; q – pătrat; qj – pătratojugal; soc – supraoccipital; sq – scvamosal; v – vomer.

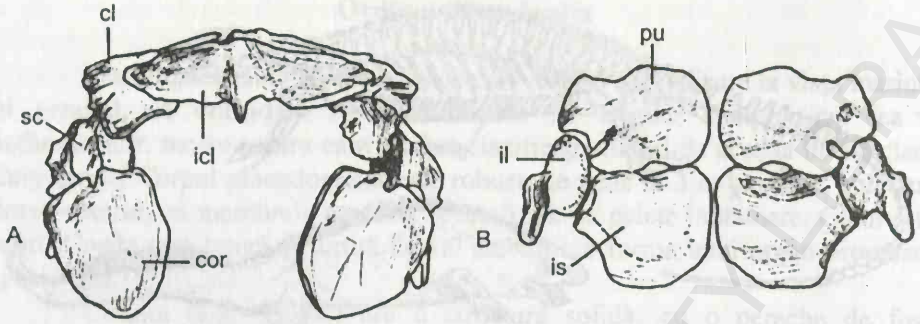


Fig. 153. Centura pectorală în vedere ventrală (A) şi centura pelviană în vedere dorsală (B) la *Placodus*, Triasic. Ca şi la nothosauri, interclavicularul se întinde mult sub claviculă (după Peyer şi Kuhn-Schnyder, 1955, din R. Carroll, 1988); cl – clavicula; cor – coracoid; icl – interclavicular; il – ilion; is – ischion; pu – pubis; sc – scapular.

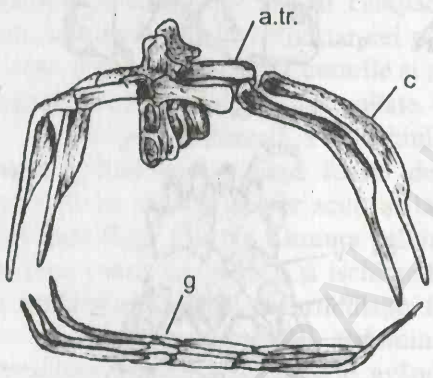


Fig. 154. Vertebrele, coastele şi gastralia la placodontul *Paraplacodus*. La acest gen apofizele transverse sunt lungi iar centrele vertebrale adânc amficelice; a. tr – proces transvers; c – coastă; g – gastralia (după Peyer, 1935, din R. Carroll, 1988).

Henodus (Fig. 155-A) (Triasic superior, Europa) prezintă evidente asemănări cu broaştele ţestoase. Trunchiul era acoperit în întregime cu o carapace osoasă dermică lată, formată din osicule poligonale, care este posibil să fi fost acoperită de scuturi cornoase. Vertebrele erau fuzionate la carapace şi reduse numeric. Majoritatea dinţilor au dispărut iar partea anterioară a fălcilor s-a transformat într-un cioc cornos. O caracteristică a acestui gen este închiderea foselor temporale.

Placochelys (Fig. 155-B) (Triasic superior, Europa) are craniul triunghiular, posterior foarte lat, cu fosele temporale foarte mari. Fălcile, lipsite de dinţi în partea lor anterioară, erau probabil prevăzute cu un cioc cornos. Armura dermică formează o carapace dorsală foarte dezvoltată.

Originea placodontelor nu este lămurită cu certitudine până în prezent. Ele sunt cunoscute din Triasicul mediu când deja apar prea specializate pentru a li se putea stabili originea. Se consideră că placodontele se apropie de grupul

nothosaurilor şi plesiosaurilor prin craniul de tip euriapsid dar nu există dovezi sigure că aceste grupe ar fi mai strâns înrudite. De la sfârşitul Triasicului, placodontele nu mai apar în stratele fosilifere.

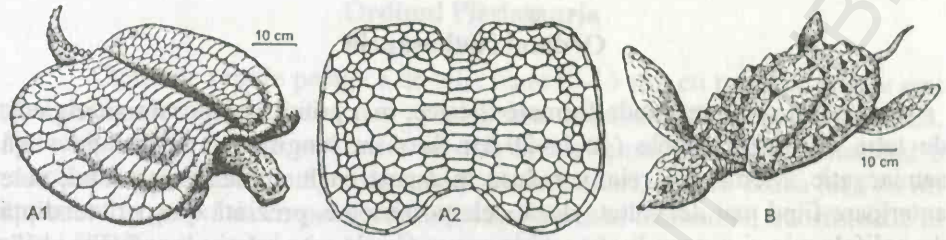


Fig. 155. Placodonte cu aspect de chelonieni. A – *Henodus*, Triasic: A1 – reconstituirea corpului; A2 – carapacea văzută dorsal; B – *Placochelys*, Triasic superior, (A1 după F. H. Pough şi colab., 1996; A2 după Westphal, 1976, din R. Carroll, 1988; B după D. Patrulius, 1971).

Supraordinul Sauropterygia

Sunt reptile euryapside care au evoluat în sensul realizării unui corp voluminos, mai mult sau mai puţin turtit dorso-ventral, gât lung, cap relativ mic, membre transformate în palete înotătoare şi o coadă relativ scurtă. Dintre caracterele generale ale sauropterigienilor menţionăm:

- fosele temporale sunt atât de apropiate între ele pe partea dorsală a craniului, încât bolta craniană este redusă la o simplă bară îngustă pe care se mai păstrează orificiul pineal, între oasele parietale (Fig. 157-B2);
- orbitele sunt relativ mici şi în apropiere de ele se găsesc şi fosele nazale;
- osul pătrat este sudat la craniu, dând soliditate articulaţiei fălcii inferioare;
- urechea medie era funcţională, cu un stapes capabil să transmită vibraţiile sonore din aer;
- dinţii, conici, sunt implântaţi în alveole distincte;
- vertebre de tip amficelic sau platicelic;
- coastele se reunesc ventral cu coastele abdominale (gastralia), închizând o solidă carcasă toraco-abdominală care asigură protecţia viscerelor (Fig. 157-E);
- membrele sunt transformate progresiv în organe pentru înot;
- centurile sunt puternice, în special centura scapulară care formează un adevărat scut protector prin dezvoltarea oaselor coracoide care se unesc ventral (Fig. 157-E).

Sauropterygienii prezintă unele caractere de lepidosauromorf, precum absența supratemporalului și prezența unei ferestre thyroide în pelvis. Sauropterigienii au viețuit în intervalul Triasic-Cretacic superior. Ei se clasifică în două ordine: Nothosauria și Plesiosauria.

Ordinul Nothosauria

Acest ordin cuprinde formele triasice, mai primitive, de sauropterigieni, de talie mică și mijlocie (de la 20 cm la 4 m lungime), cu mod de viață semiacvatic. Membrele, relativ reduse în raport cu lungimea trunchiului, cele anterioare fiind mai dezvoltate decât cele posterioare, prezintă o ușoară tendință de polifalangie și puteau încă servi la mers. Coada este relativ lungă (Fig. 157-B). Nothosaurii primitivi înotau probabil la fel ca șopârlele acvatice moderne sau crocodilii, ondulând corpul lateral și folosind coada pentru propulsie. La nothosaurii evoluați corpul este mai masiv și rigid, propulsia făcându-se în special cu ajutorul membrelor anterioare.

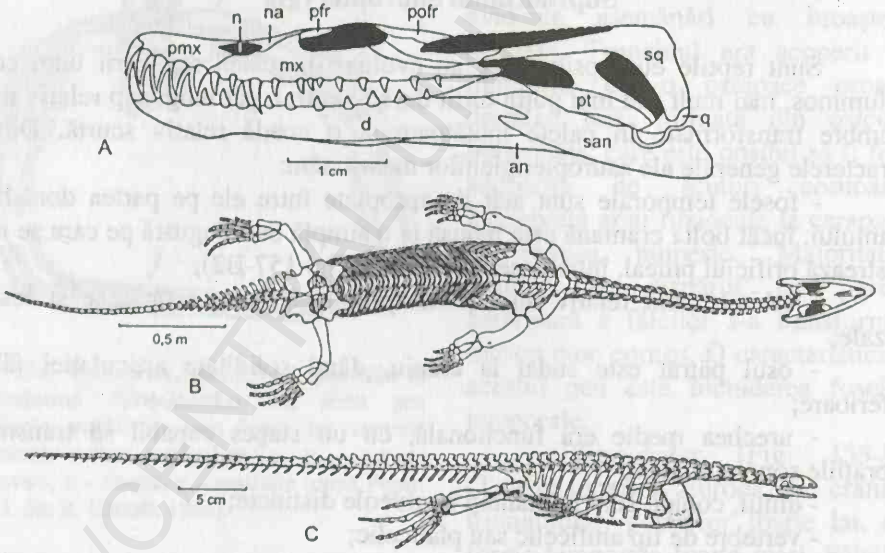


Fig. 156. Nothosauria. A – *Nothosaurus procerus*, Triasic – craniul văzut lateral; B – scheletul unui nothosaur triasic văzut ventral (*Ceresiosaurus*, Triasic mediu); C – *Claudiosaurus*, Permian superior – un posibil strămoș al sauropterygienilor (A după Arthaber, din J. Piveteau, 1958; B după Kuhn-Schnyder, 1963, în R. Carroll, 1988, modificat; C după R. Carroll, 1981, în R. Carroll, 1988); an – angular; d – dentar; ju – jugal; mx –maxilar; na – nazal; n– narina externă; pfr – prefrontal; pmx – premaxilar; pofr – postorbital; pt – pterigoid; q – pătrat; san – supraangular; sq – scvamosal.

Nothosaurus (Fig. 156-A) (Triasic) era un carnivor feroce, de 3,50 m lungime, cu gâtul alungit şi dinţi puternici.

Ordinul Plesiosauria

Cuprinde reptile pelagice de talie mare (3-15 m), cu membre relativ mai mari decât ale nothosaurilor şi o specializare mai înaltă la propulsia acvatică. Articulaţia fălcii inferioare era situată sub nivelul şirului de dinţi, permiţând o muşcătură mai puternică. Spre deosebire de nothosauri, la care coada juca un rol important în propulsia corpului sub apă, la plesiosauri membrele, transformate în palete înotătoare, au principalul rol în propulsie. Plesiosaurii, spre deosebire de ihtiosauri, se puteau retrage şi pe ţărm. Plesiosaurii au evoluat în cadrul a două categorii morfologice, cu valoare sistematică de suprafamilie: Plesiosauroidea şi Pliosauroidea.

Suprafamilia Plesiosauroidea. Cuprinde formele cu gâtul tot mai lung (28-76 vertebre), capul mic şi scurt (Fig. 157-C-E). Dinţii sunt mici, ascuţiţi, uniformi şi curbaţi; când gura era închisă, ei se puteau întrepătrunde pe partea laterală a fălcilor, cei de pe maxilarul superior cu cei de pe maxilarul inferior, pentru a nu scăpa prada din gură (Fig. 157-B1). Vertebrele sunt alungite. Interclavicularul dispare, la unele genuri, iar claviculele se unesc median. Stilopodul este scurt şi gros; humerusul este mai mare decât femurul. Pubisul şi ischionul sunt scurte.

Plesiosaurus (Fig. 157-A) (Jurasic superior). Era o formă mică, de aproape 3 m lungime; degetele aveau până la 9 falange.

Elasmosaurus (Cretacic superior). Era o formă de talie mare, de circa 13 m lungime din care gâtul avea 7-8 m lungime. Este vertebratul cu cel mai mare număr de vertebre cervicale – 76.

Suprafamilia Pliosauroidea. Cuprinde formele cu gâtul tot mai scurt (27-13 vertebre) şi capul mare (putând ajunge la 3,70 m lungime) (Fig. 157-F-G). Dentiţia neregulată, cu dinţi mari caniniformi. Vertebrele se scurtează şi devin discoidale. Claviculele dispar iar interclavicularul se reduce. Stilopodul alungit, în formă de măciucă; humerusul de aceeaşi mărime sau mai mic decât femurul. Paletele înotătoare sunt mari în raport cu corpul (Fig. 157-G), cele posterioare fiind uneori mai lungi decât cele anterioare (ca la *Liopleurodon*). Pubisul şi ischionul sunt alungite pe linia mediană.

Thaumatosaurus (Fig. 157-E) (Jurasic inferior, Germania) este un pliosaur cu gâtul relativ lung (27 de vertebre cervicale) şi palete înotătoare foarte mari.

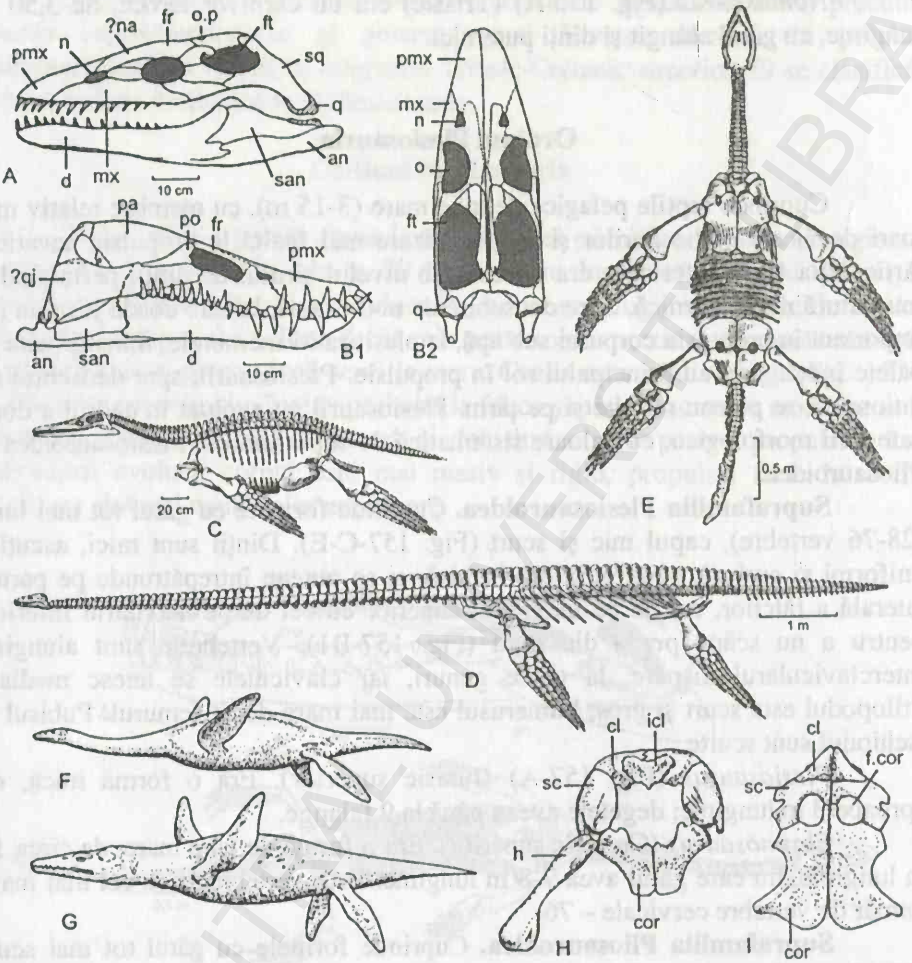


Fig. 157. Plesiosauria. A – *Plesiosaurus*, Jurasic superior (craniu în vedere laterală; B – *Styxosaurus*, Cretacic superior, craniu în vedere laterală (B1) şi dorsală (B2); C – *Peloneustes philarctus*, un plesiosaur primitiv; D – *Hydrotherosaurus alexandrae*, un plesiosaur evoluat; E – *Thaumatosaurus*, Liasic superior – scheletul reconstituit (vedere ventrală); F-G – comparaţie privind proporţiile corpului între plesiosauri (F) şi pliosauri (G) şi modul de utilizare a paletelor în „zborul subacvatic"; H-I – comparaţie între centura pectorală a nothosaurului *Pachypleurosaurus* (H) şi cea a plesiosaurului primitiv *Plesiosaurus* (I) (A după Goodrich; B, D după S. P. Welles, în J. Piveteau, 1958; C după Andews, în J. Piveteau, 1958; E după D. M. S. Watson, în J. Piveteau, 1958; F, G după D. Norman, 1994; H, I după R. Carroll şi Gaskill, 1985); an – angular; d – dentar; fr – frontal; mx –maxilar; ft – fosă temporală; na? – nazal; n – narina externă; o. p. – orificiul pineal; pmx – premaxilar; po – postorbital; q – pătrat; san – supraangular; sq – scvamosal; cl – clavicula; cor – coracoid; f. cor – foramen coracoid; h – humerus; icl – interclavicular; sc – scapular.

Pliosaurus (Jurasic mediu-superior, Europa). Era un prădător de peste 3 m lungime; gâtul este format din 20 de vertebre cervicale.

Kronosaurus (Cretacic inferior) este o formă gigantică, descoperită în Australia, de 12,80 m lungime, capul depăşind 3 m. Este unul dintre cei mai mari prădători marini din toate timpurile.

Sauropterigienii au fost răspândiţi aproape în toate mările jurasice şi cretacice.

Filogenie. Sauropterigienii îşi au originea probabil în eosuchienii primitivi de tip *Youngina* care s-au adaptat la viaţa acvatică. Din acest motiv mai recent, unii autori (R. L. Carroll, 1988) încadrează Ordinul Sauropterygia în grupul diapsidelor lepidosauromorfe. O dovadă în acest sens este genul *Claudiosaurus* (Fig. 156-C) (Familia Claudiosauridae) din Permianul superior (Madagascar), un lepidosauromorf primitiv care combină trăsături ale eosuchienilor tereştri cu cele ale nothosaurilor primitivi. Această reptilă de 60 cm lungime prezintă un început de adaptare la viaţa acvatică, capul mic, gâtul relativ lung, iar membrele cu falangele alungite conferă autopodului un aspect de paletă. Craniul are structură asemănătoare cu cea a eosuchienilor, fiind lipsit de arcul temporal inferior, dar structura palatului este asemănătoare cu cea a sauropterigienilor specializaţi.

Claudiosaurii ar fi dat naştere nothosaurilor, care sunt cunoscuţi din Triasicul mediu când prezintă trăsăturile unui mod de viaţă obligatoriu acvatic.

Plesiosaurii se consideră că s-au desprins din nothosauri. Există însă, unele caractere care par a contrazice acest fapt: structura palatului şi structura centurii pectorale. Palatul plesiosaurilor este *mai puţin* specializat decât cel al nothosaurilor (la care pterigoidele sunt unite median într-o boltă palatină lipsită de ferestre), ceea ce înseamnă că plesiosaurii ar fi evoluat din diapside mai primitive decât cei mai vechi nothosauri. Centura pectorală la primii plesiosauri pare a fi mai primitivă decât cea a nothosaurilor, coracoidele fiind mult extinse ventral asemenea celor de la eosuchieni (Fig. 157-H-I).

Diviziunea Ichthyopterygia

Cuprinde reptile exclusiv marine, cu craniu de tip euryapsid dar cu planul general de organizare a corpului mult îndepărtat de structura reptiliană fundamentală. Sunt cunoscute din intervalul Triasic inferior-Cretacic superior, şi incluse într-un singur ordin – Ichthyosauria.

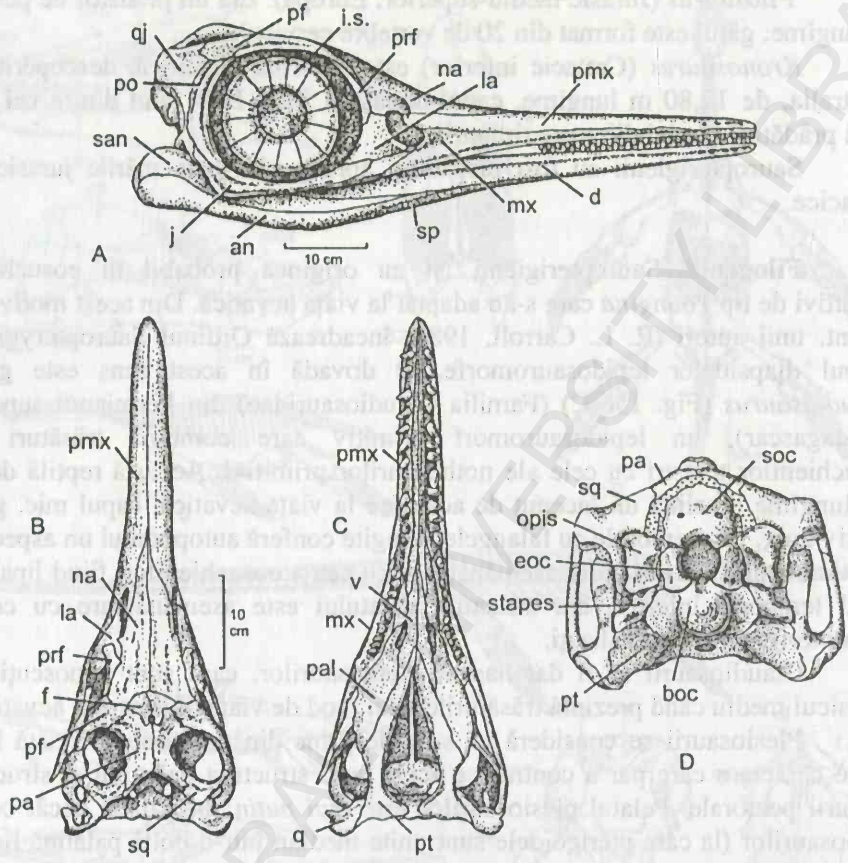


Fig. 158. Ichthyopterygia. A – craniu de *Ophthalmosaurus* în vedere laterală; B-D – craniu de *Ichthyosaurus* (B – dorsal; C – palatin; D - occipital) (A după Andrews, 1910; B, C după Sollas, 1916; D după A. S. Romer, 1968 – din R. Carroll, 1988); an – angular; boc – bazioccipital; d – dentar; eoc – exoccipital; f – frontal; i. s. – inel sclerotical; j – jugal; mx – maxilar; na – nazal; opis – opistotic; pa – parietal; pmx – premaxilar; po – postorbital; pf – postfrontal; qj – pătratojugal; san – supraangular; soc – supraoccipital; spl – splenial; sq – scvamosal; st – supratemporal; stapes – stapes (columela); v – vomer.

Ordinul Ichthyosauria

Acest ordin cuprinde reptile marine mesozoice cu aspect de peşte sau delfin, fiind cel mai bine adaptate la viaţa acvatică dintre toate reptilele. Craniul (Fig. 158) este prelungit anterior cu un rostrum ascuţit format de oasele maxilare. Gâtul este absent sau foarte scurt la formele primitive. Orbitele sunt

mari, de formă ovală sau circulară, şi posedă la interior un inel de plăci scleroticale. Osul pătrat este puternic şi bine sudat la craniu. Nările sunt situate foarte aproape de orbite, pe partea dorsală a craniului. Dinţii sunt conici, numeroşi, şi implantaţi într-un şanţ pe maxilare la formele mai evoluate.

Vertebrele sunt de tip amficelic (asemănătoare cu cele de la peşti). În dreptul înotătoarei codale, coloana vertebrală este puternic îndoită spre partea inferioară. Sternul lipseşte. Coastele numeroase şi puternice sunt dezvoltate pe toată întinderea toracică şi abdominală. Centurile (Fig. 159) sunt foarte dezvoltate în raport cu membrele. Centura pectorală este puternică iar centura pelviană este redusă şi liberă faţă de coloana vertebrală.

Membrele sunt scurte şi transformate în palete înotătoare (Fig. 160-A) prin scurtarea oaselor lungi, creşterea numărului de falange (*polifalangie*) şi, la formele mai evoluate, creşterea numărului de degete (*polidactilie*); membrele anterioare sunt, în general, mai bine dezvoltate şi puternice decât cele posterioare.

După numărul şi modul de aranjare a carpienelor şi falangelor au fost separate două tipuri de palete înotătoare: *longipinate* şi *latipinate*. La tipul longipinat există trei carpiene distale şi trei degete primare (*Merriamia*, Triasic) (Fig. 160). La tipul latipinat există patru carpiene distale şi patru sau mai multe degete primare (*Mixosaurus*, Triasic – Fig. 160-B; *Ichthyosaurus communis*, Jurasic). Ambele tipuri de palete înotătoare apar încă din Triasic. La longipinate şi unele latipinate primitive oasele radius-cubitus, respectiv tibia-fibula sunt mai alungite şi formează un spaţiu între ele; formele tipic latipinate nu prezintă spaţiu interosos între oasele zeugopodului iar humerusul se articulează la trei oase: radius, cubitus şi pisiform (sau un os sesamoid). De asemenea, la latipinate osul intermediar, dintre carpiene, se articulează cu două şiruri de falange.

Ichthyosaurii aveau dimensiuni cuprinse între 1 şi 16 m lungime. Trăsăturile morfologice şi funcţionale legate de adaptarea la viaţa acvatică s-au realizat progresiv, pe parcursul Mesozoicului (Fig. 161).

Formele triasice. Ichthyosaurii triasici au talia cuprinsă între 1 m (*Mixosaurus*) şi 7 m (*Cymbospondylus*) lungime. Partea posterioară a craniului este globuloasă iar maxilarele mai scurte. Regiunea codală a coloanei vertebrale are o dispoziţie aproape orizontală, fără acea flexiune bruscă ce caracterizează ichthyosaurii jurasici; înotătoarea codală este slab dezvoltată. Membrele, transformate în palete înotătoare, prezintă cinci degete cu un număr crescut de falange (*polifalangie*). Membrele anterioare sunt mai dezvoltate decât cele posterioare la *Mixosaurus*, dar la genul *Cymbospondylus*, care conservă încă un aspect saurian, ele sunt egale. Vertebrele nu au încă aspectul unor vertebre de peşte ca la formele jurasice (sunt mai puţin concave la extremităţi).

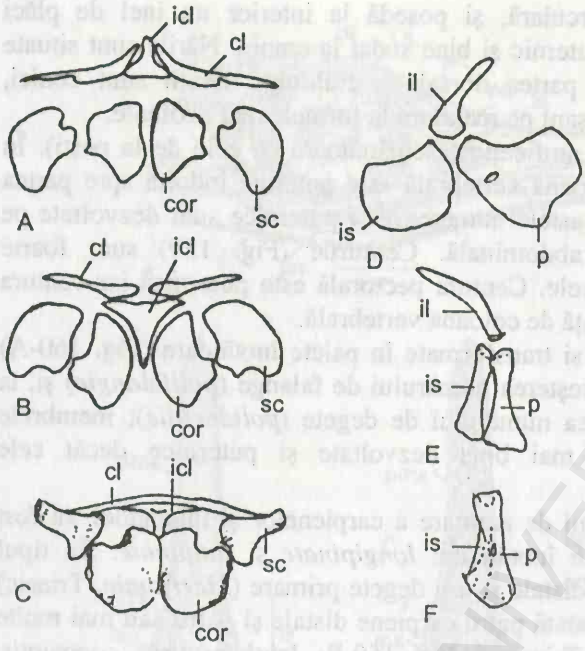


Fig. 159. Centurile la ichthyosauri. A-C – centura scapulară; D-F – centura pelviană. A – *Utatsusaurus* (Triasic inferior); B – *Mixosaurus* (Triasic mediu); C şi F – *Ophthalmosaurus* (Jurasic superior); D – *Cymbospondylus* (Triasic mediu); E – *Ichthyosaurus* (Jurasic inferior); cl – claviculă; cor – coracoid; icl – interclavicular; il – ilion; is – ischion; p – pubis; sc – scapular (după R. Carroll, 1988).

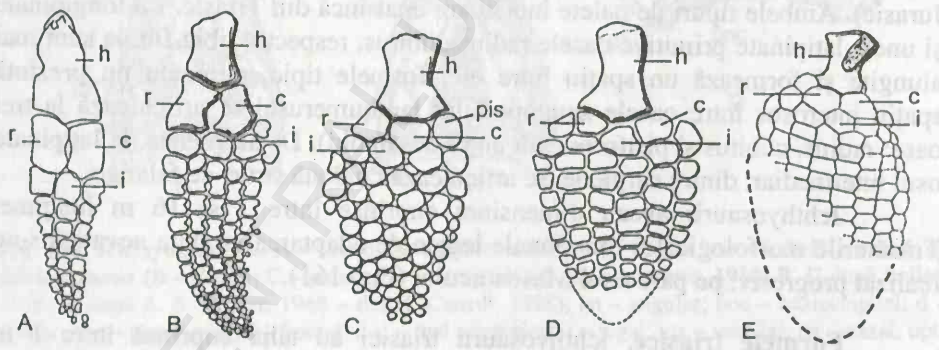


Fig. 160. Membrul anterior la ichthyosauri. A – *Merriamia* (Triasic superior); B – *Mixosaurus* (Triasic mesiu); C – *Ophthalmosaurus* (Jurasic superior); D – *Brachypterygius extremus* (Jurasic superior); E – *Myobradypterygius* (Cretacic inferior) (A, B după Merriam, din J. Piveteau, 1955; C după Willinston, din J. Piveteau, 1955; D după Boulenger şi Broili, în J. Piveteau, 1955; E după F. von Huene, din J. Piveteau, 1955).

Formele jurasice. Din Jurasicul inferior, când ichthyosaurii ating apogeul, apar tipurile cu corpul pisciform de talie mare şi mai înalt în regiunea toraco-abdominală, craniu aplatizat, rostrum mai alungit şi orbite largi; regiunea

postorbitară este scurtată. Înotătoarea codală devine bilobată iar coloana se răsfrânge în lobul inferior care este mai mare (Fig. 161-A-D). Membrele formează palete mai bine dezvoltate, prezentând fenomenul de *polifalangie* (până la 20 de falange) dar şi de *polidactilie* (până la 8-10 şiruri de falange). Dezvoltarea unei înotătoare nepereche tegumentară la partea dorsală a corpului este încă o expresie a adaptării desăvârşite şi convergente cu peştii la viaţa acvatică.

Ichthyosaurus (Fig. 162-A) (Jurasic superior). Este o formă tipică, asemănătoare delfinilor, de circa 3 m lungime.

Eurhinosaurus (Fig. 162-B) (Jurasic superior). Este foarte asemănător cu peştele spadă, având lungimea de 6,50 m din care capul se prelungeşte cu un rostru lung de 1,40 m.

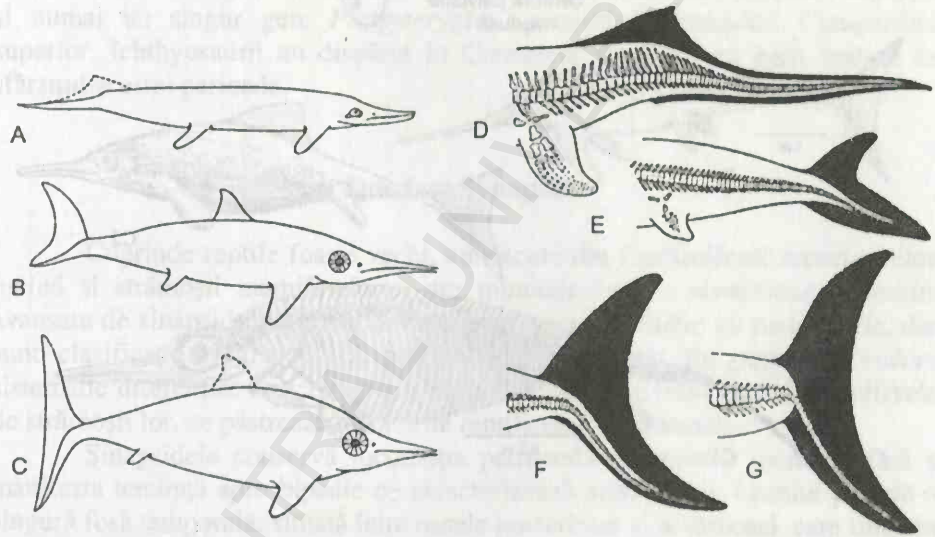


Fig. 161. Evoluţia formei corpului şi a înotătoarei codale la ichthyosaurieni. A – *Cymbospondylus* (Triasic superior); B – *Ichthyosaurus*, (Jurasic inferior); C – *Ophthalmosaurus*, Jurasic superior; D – *Mixosaurus* (Triasic mediu); E – *Ichthyosaurus* (Jurasic inferior), individ tânăr; F – aceeaşi specie, individ matur; G – *Ichthyosaurus trigonus*, Jurasic inferior (A-C după Watson, din J. Piveteau, 1955; D-G din L. Davitaşvili, 1956).

Formele cretacice. Se caracterizează prin trăsături scheletice care sunt legate de o mare forţă musculară (humerusul şi femurul cu protuberanţe pentru prinderea muşchilor). O caracteristică a craniului este structura otică: trei din elementele ei constituiente – supraoccipitalul, opistoticul şi stapesul – fiind

vizibile pe fața occipitală a craniului. Paletele înotătoare sunt mari și aplatizate, coada puternică.

Ophthalmosaurus (Fig. 162-C) (Jurasic superior-Cretacic inferior), de peste 10 m lungime, se caracterizează prin mărimea enormă a orbitelor.

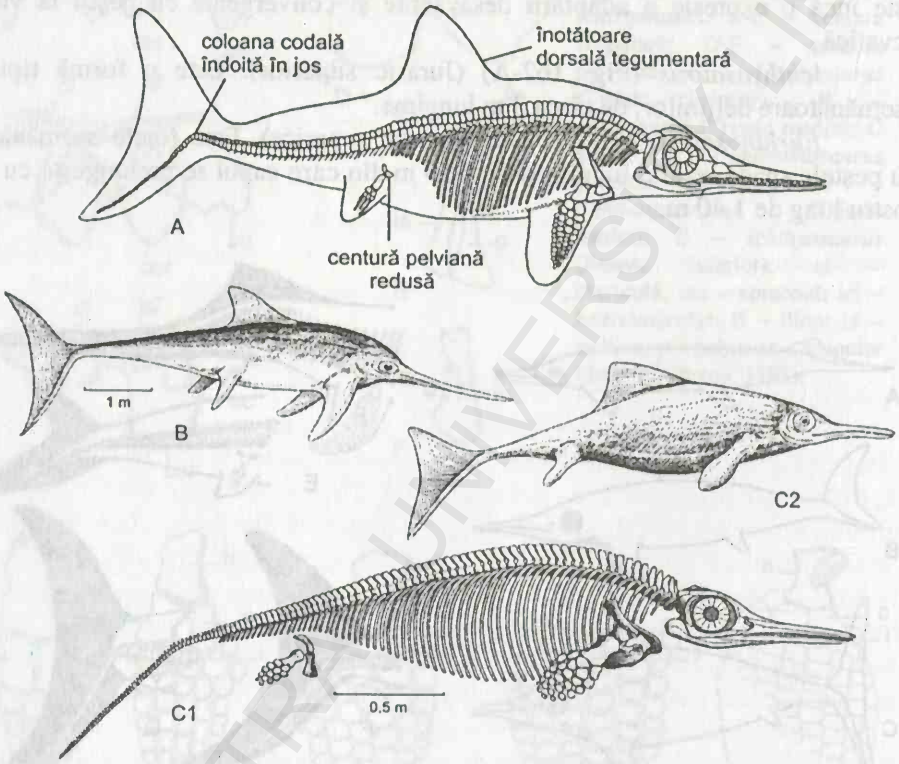


Fig. 162. Ichthyopterygia. A – *Ichthyosaurus* (Jurasic inferior), scheletul și linia de contur a corpului; B – *Eurhinosaurus*, Jurasic superior, reconstituire; C – *Ophthalmosaurus*, Jurasic superior-Cretacic inferior, scheletul (C1) și aspectul corpului reconstitut (A după Andrews, 1910 din M. Benton, 2000; B și C2 din D. Patrulius, 1971; C1 după Andrews, din J. Piveteau, 1955).

Paleoecologie. Ichthyosaurii duceau viață pelagică, dar prezentau adaptări și pentru scufundările în adâncime (lipsa membranei timpanice, undele sonore fiind probabil transmise prin elementele osoase ale urechii). Înotătoarea codală era mișcată lateral, ca la pești, ea având rolul propulsor în înot. O adaptare la viața permanent acvatică este *viviparitatea*. Ichthyosaurii, neputând depune ouăle pe țărm, erau nevoiți să le rețină în corp până la completa

dezvoltare a puilor. Ichthyosaurii erau animale prădătoare şi se hrăneau cu belemniţi, peşti şi mici reptile.

Originea ichthyosaurilor este încă incertă, primele genuri de la începutul Triasicului fiind deja puternic adaptate la un mod de viaţă acvatic. Prezenţa unei fose temporale superioare ar sugera unele afinităţi cu diapsidele primitive. Cutia craniană prezintă unele similarităţi cu amniotele primitive, în special cu captorhinomorfele. Din Triasicul mediu şi superior au fost descrise mai multe tipuri distincte de ichthyosauri, dar relaţiile lor filogenetice nu au fost stabilite. Ihtiosaurii jurasici şi cretacici par a reprezenta o singură linie evolutivă. În Jurasicul inferior ichthyosaurii au atins cea mai mare diversitate, numeroase exemplare din această perioadă fiind descoperite la Holzmaden (sudul Germaniei). Numărul şi diversitatea ichthyosaurilor scad către Jurasicul superior şi numai un singur gen, *Platypterygius,* persistă la începutul Cretacicului superior. Ichthyosaurii au dispărut în Cretacicul superior, cu mult înainte de sfârşitul acestei perioade.

Subclasa Synapsida

Cuprinde reptile foarte vechi, cunoscute din Carboniferul superior, care includ şi strămoşii mamiferelor – aşa numitele *reptile mamaliene.* Genurile avansate de sinapside fac parte din acelaşi grup monofiletic cu mamiferele, dar sunt clasificate printre reptile pentru a se evidenţia din punct de vedere sistematic diferenţele structurale şi fiziologice care individualizează mamiferele de strămoşii lor, ce păstrează trăsăturile reptiliene fundamentale.

Sinapsidele conservă locomoţia patrupedă a primelor amniote, fără a manifesta tendinţa spre bipedie ce caracterizează archosaurii. Craniul posedă o singură fosă temporală, situată între oasele postorbitar şi scvamosal, care tinde în evoluţie să se lărgească şi să se ridice spre marginea parietalelor. În cadrul regiunii otice, stapesul (columela) reuneşte fereasta ovală cu osul pătrat, deosebindu-se de condiţia amniotelor primitive, la care stapesul se întinde de la ferestra ovală la membrana timpanică. În cadrul centurii pectorale apare un coracoid suplimentar, situat în urma coracoidului obişnuit. Vertebrele sunt amficelice şi păstrează, la formele primitive, intercentre rudimentare.

Sinapsidele, într-o perioadă de peste 150 de milioane de ani, au evoluat de la reptile asemănătoare şopârlelor, ca morfologie, anatomie şi fiziologie, la mici mamifere cu „sânge cald" şi acoperite cu păr.

Clasificare. Sinapsidele includ două ordine succesive: Pelycosauria şi Therapsida, cunoscute din partea bazală a Carboniferului superior (Pensilvanian) şi până în Jurasicul mediu (Fig. 163).

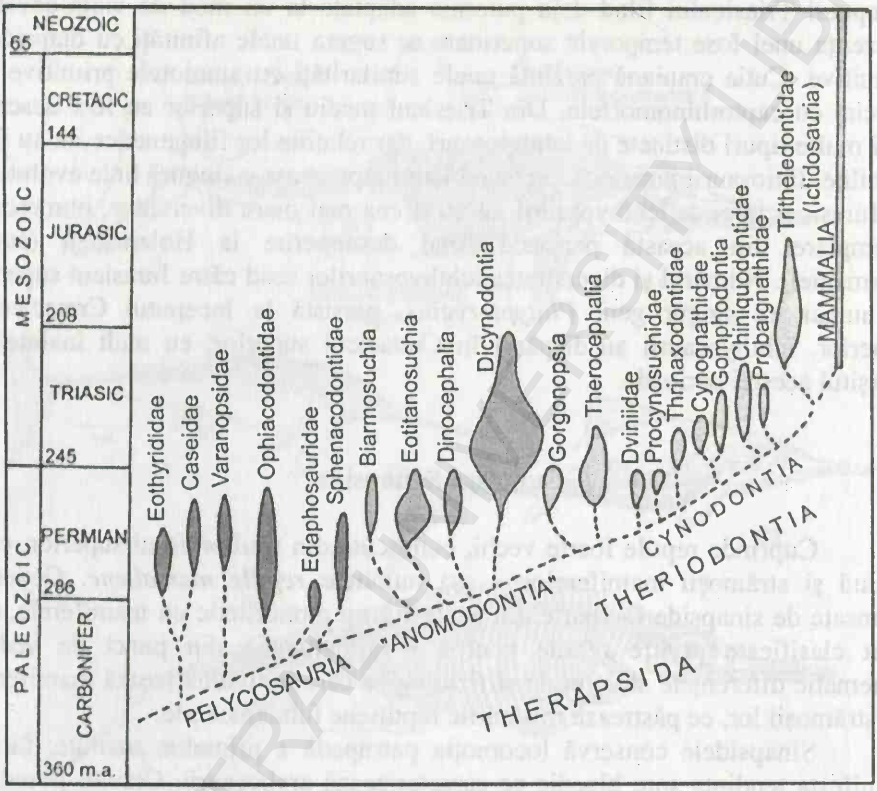


Fig. 163. Filogenia sinapsidelor (bazat pe H. F. Pough şi colab., 1996, şi R. Carroll, 1988).

Ordinul Pelycosauria

Pelicosaurii sunt reptile cu aspect de şopârle, cu corpul greoi, membre relativ scurte (cu stilopodul dispus aproape orizontal) şi coada bine dezvoltată. Membrele sunt pentadactile, cu număr redus de falange. Centura pectorală cuprinde un cleitrum redus. În cadrul centurii pelviene, ilionul era extins posterior. Regiunea codală reprezintă aproape jumătate din lungimea totală a corpului.

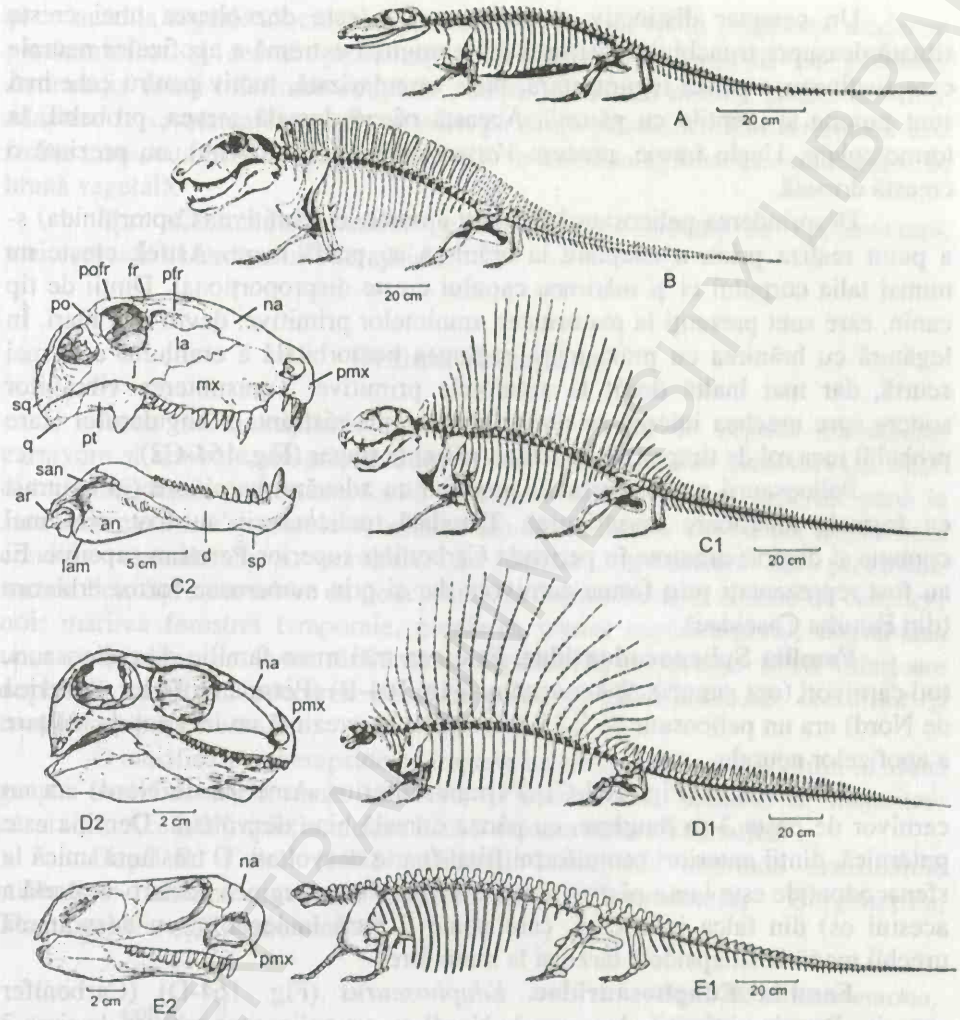


Fig. 164. Pelycosauria. A – *Varanosaurus acutirostris*, Permian inferior; B – *Sphenacodon ferocior*, Permian inferior; C – *Dimetrodon milleri*, Permian inferior, schelet (C1) şi craniu (C2); D – *Edaphosaurus boanerges*, Carbonifer superior-Permian inferior, schelet (D1) şi craniu (D2); E – *Cotylorhynchus romeri*, Permian superior, schelet (E1) şi craniu (E2) (A–D după A. S. Romer şi Price, din Haubold, 1984; C2-E2 după R. Carroll, 1988; E1 după Stovall, Price şi Romer, 1966, în R. Carroll, 1988); an – angular; ar – articular; d – dentar; f – frontal; j – jugal; la – lacrimal; lam – lamina răsfrântă a angularului; mx – maxilar; na – nazal; pmx – premaxilar; po – postorbital; pofr – postfrontal; prf – prefrontal; pt – pterigoid; q – pătrat; sp – splenial; sq – scvamosal.

Un caracter distinctiv al pelicosaurilor este dezvoltarea unei creste situată deasupra trunchiului, formată din alungirea extremă a apofizelor neurale care susţineau o pânză tegumentară, bine vascularizată, motiv pentru care mai sunt numite şi „reptile cu pânze". Această pânză dorsală servea, probabil, la termoreglare. Unele forme, precum *Varanosaurus* (Fig. 164-A), nu prezintă o creastă dorsală.

Desprinderea pelicosaurilor dintre amniotele primitive (Captorhinida) s-a putut realiza printr-o adaptare la hrănirea cu pradă mare. Astfel, creşte nu numai talia corpului ci şi mărimea capului creşte disproporţional. Dinţii de tip canin, care sunt prezenţi la majoritatea amniotelor primitive, devin mai mari. În legătură cu hrănirea cu prăzi mari, regiunea postorbitală a craniului este mai scurtă, dar mai înaltă decât la amniotele primitive. Transmiterea vibraţiilor sonore spre urechea internă se realiza de la lama răsfrântă a angularului (care probabil juca rol de timpan) la articular, pătrat şi stapes (Fig. 164-C2).

Pelicosaurii au fost primele amniote cu adevărat carnivore (în contrast cu formele anterioare insectivore). Totodată, pelicosaurii au fost cele mai comune şi diverse amniote în perioada Carbonifer superior-Permian superior. Ei au fost reprezentaţi prin forme carnivore dar şi prin numeroase forme erbivore (din Familia Caseidae).

Familia Sphenacodontidae. Este cea mai mare familie de pelicosauri, toţi carnivori (opt genuri). *Sphenacodon* (Fig. 164-B) (Permian inferior, America de Nord) era un pelicosaur de 2,25 m lungime ce prezintă un început de înălţare a apofizelor neurale.

Dimetrodon (Fig. 164-C) (Permian inferior, America de Nord) era un carnivor de peste 3 m lungime, cu pânza dorsală bine dezvoltată. Dentiţia este puternică, dinţii anteriori caniniformi fiind foarte dezvoltaţi. O trăsătură unică la sfenacodontide este *lama răsfrântă* a osului angular (marginea postero-ventrală a acestui os) din falca inferioară, care poate fi pusă în legătură cu dezvoltarea urechii medii la sinapsidele târzii şi la mamifere.

Familia Edaphosauridae. *Edaphosaurus* (Fig. 164-D) (Carbonifer superior-Permian inferior, America de Nord) era un pelicosaur erbivor de circa 3 m lungime, cu aspect mai greoi decât genul precedent. Craniul este mai mic şi larg, comparativ cu sfenacodontidele iar dinţii sunt scurţi şi uniformi. Pânza dorsală este dezvoltată ca şi la *Dimetrodon* dar se caracterizează prin prezenţa unor scurte bare osoase dispuse transversal pe laturile apofizelor neurale.

Familia Caseidae. *Cotylorhynchus* (Fig. 164-E) (Permian superior, America de Nord) este cel mai mare pelicosaur cunoscut, având circa 3 m lungime şi o greutate estimată la 600 de kg. Era un animal erbivor fiind lipsit, ca şi ceilalţi reprezentanţi ai acestei familii, de pânza dorsală. Corpul avea aspect greoi, capul mic, picioarele scurte şi robuste. Dinţii de pe maxilare sunt spatulaţi

şi cu muchia superioară crenelată, asemănându-se cu cei ai şopârlelor moderne, pareiasaurilor şi cei ai prosauropodelor (există şi denticuli pe palatine). Articulaţia fălcii inferioare ocupă o poziţie joasă, sub nivelul şirului de dinţi, adaptare la creşterea forţei de apăsare pe dinţii posteriori. Cutia toracică este foarte mare, cu intestine foarte dezvoltate, în care era înglobat un volum mare de hrană vegetală.

Spre sfârşitul Permianului, pelicosaurii sunt înlocuiţi de reprezentanţii, mai evoluaţi, ai Ordinului Therapsida.

Ordinul Therapsida

Acest ordin cuprinde o varietate de forme de reptile mamaliene, carnivore şi erbivore, desprinse dintr-un grup de pelicosauri carnivori (probabil din sfenacodontide). În stare fosilă se cunosc din Permianul superior până în Jurasicul mediu. Caracterele scheletice ale therapsidelor evoluează treptat spre condiţia mamaliană şi, corelativ, au existat intensificări ale proceselor metabolice. Spre deosebire de pelicosauri, la therapside apar o serie de caractere noi: mărirea ferestrei temporale, pierderea osului supratemporal, delimitarea unui şanţ adânc de lama răsfrântă a angularului, articulaţia fălcii inferioare deplasată anterior, reducerea dentiţiei palatine, modificări ale centurilor şi membrelor posterioare.

O clasificare a therapsidelor împarte reprezentanţii acestui ordin în două grupe: *anomodonte,* formele erbivore, şi *theriodonte,* formele în majoritate carnivore. Această împărţire nu are însă o valoare strict sistematică.

După R. Caroll (1988), Ordinul Therapsida cuprinde următoarele subordine: Eotitanosuchia, Dinocephalia, Dicynodontia, Gorgonopsia, Therocephalia şi Cynodontia.

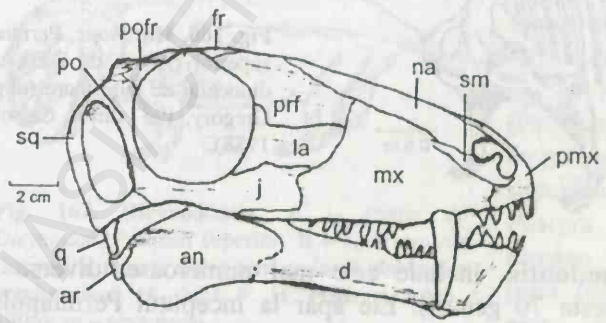


Fig. 165. *Biarmosuchus,* Permian superior – un therapsid primitiv (după Sigogneau şi Cudinov, 1972, din R. Carroll, 1988); an – angular; ar – articular; d – dentar; fr – frontal; j – jugal; la – lacrimal; mx – maxilar; na – nazal; pofr – postfrontal; prf – prefrontal; pt – pterigoid; q – pătrat; sm – septomaxilar; sq – scvamosal.

Subordinul Eotitanosuchia (Phthinosuchia). Cuprinde cele mai primitive therapside, care erau forme atât carnivore cât şi erbivore. Un exemplu este *Biarmosuchus* (Fig. 165) (Permian superior). La acest gen, craniul prezintă caractere care îl apropie de pelicosaurii sfenacodonţi: scvamosalul cu o largă suprafaţă la interior pentru ataşarea musculaturii temporale, maxilarul extins dorsal, dinţii canini proeminenţi.

Subordinul Dinocefalia. Cuprinde unele dintre primele therapside erbivore, cunoscute din Permianul superior (40 genuri).

Moschops (Fig. 166) (Permian superior, Africa de Sud) era un animal masiv, de circa 5 m lungime şi peste 1,50 m înălţime la nivelul umerilor. Craniul are botul rotunjit, dar partea posterioară este înălţată, largă şi solidă. Oasele părţii posterioare a craniului sunt foarte groase, de până la 10 cm (pachiostoză). Structura craniului şi articulaţia lui la coloana vertebrală sunt caracteristice animalelor cu un comportament de împungere, aşa cum sugerează şi craniul de pachicefalosauri sau cum sunt ovinele actuale. Şocul era propagat circular, pe părţile laterale ale zonei occipitale spre condilul occipital, apoi spre vertebrele masive ale gâtului, fiind în final absorbit în centura pectorală masivă. Deschiderile temporale sunt mult reduse, ca rezultat al dezvoltării extensive a oaselor înconjurătoare. Dinţii descresc în mărime, din partea anterioară spre cea posterioară (dinţii canini nu se deosebesc de restul dinţilor). Membrele anterioare reţin postura reptiliană, cu stilopodul aproape orizontal, în timp ce membrele posterioare au o poziţie aproape erectă. Numărul de falange se reduce la formula de la mamifere: 2, 3, 3, 3, 3.

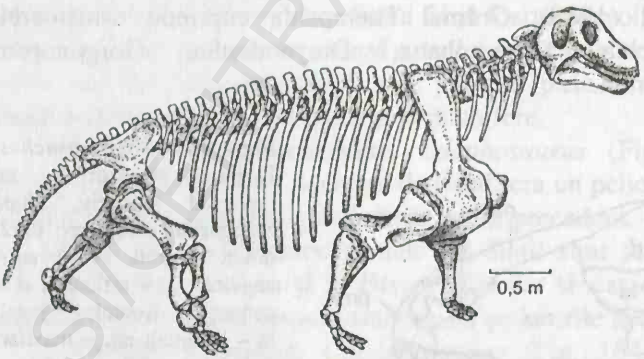


Fig. 166. *Moschops*, Permian superior (Africa de Sud), un dinocefal de talie mare (după Gregory, 1957 din R. Carroll, 1988).

Subordinul Dicynodontia. Include cele mai numeroase, diverse şi persistente anomodonte (peste 70 genuri). Ele apar la începutul Permianului superior, ajung la o răspândire mondială în Triasicul inferior (fiind acum cele mai

numeroase vertebrate terestre) şi persistă până la sfârşitul Triasicului. Corpul dicinodonţilor este scurt şi robust. La formele de talie mare, membrele posterioare au postură erectă dar membrele anterioare sunt îndoite acut la nivelul cotului. Numărul de falange este la toţi reprezentanţii: 2, 3, 3, 3, 3.

Craniul posedă arcade temporale; la formele avansate, dentiţia este redusă la doi colţi puternici, caniniformi, situaţi pe maxilarele superioare. La unele genuri chiar şi aceşti dinţi lipsesc. Prezenţa sau absenţa lor la unele specii poate reprezenta un dimorfism sexual. Restul fălcilor era acoperit cu plăci cornoase ca la chelonieni sau păsări. Există o boltă palatină secundară formată pe seama oaselor premaxilare, maxilare şi palatine, nările interne deschizându-se înapoia punctului ce marchează mijlocul craniului. Fosele temporale sunt enorme, ceea ce indică o masă mare a musculaturii adductoare a fălcilor. Hrana era doar mărunţită şi nu mestecată.

Dicynodon (167-A) (Permian superior). Este un gen care prezintă caracterele tipice ale grupului.

Lystrosaurus (167-B) (Triasic inferior), de circa 1 m lungime, este un animal cu aspect greoi care ducea, probabil, viaţă semiacvatică. A fost descoperit în toată aria fostului continent Gondwana (Africa de Sud, India, Antarctida).

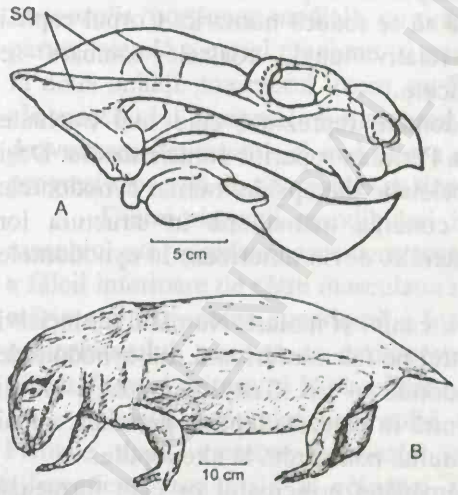


Fig. 167. Dicynodontia. A – craniu de *Dicynodon*, Permian superior; B – *Lystrosaurus* (reconstituire), un dicinodont cu largă răspândire gondwaniană (A după F. H. Pogh şi colab., 1996); sq – scvamosal.

Subordinul Gorgonopsia. Cuprinde therapside carnivore cunoscute din Permianul superior (35 genuri). Craniul este asemănător cu cel al therapsidelor primitive carnivore, cu excepţia dinţilor postcanini, care sunt în număr mai mic şi apariţiei unui os median în bolta craniană – *preparietalul*. Caninii sunt foarte dezvoltaţi. Majoritatea genurilor se cunosc din Africa de Sud, restul din Rusia.

Lycaenops (Fig. 168, 172) (Permian superior, Africa de Sud), de mărimea unui câine, se aseamănă, superficial, cu un mamifer cursorial. Postura membrelor anterioare rămâne primitivă, cu humerusul ţinut orizontal. Structura femurului este comparabilă cu cea a

crocodililor, indicând două stiluri de locomoţie, unul în care membrele adoptă o poziţie târâtoare, reptiliană şi altul în care membrele posterioare au o poziţie semierectă. Falangele păstrează formula numerică primitivă: 2, 3, 4, 5, 3. Coada este mai redusă decât cea de la pelicosauri. Intercentrele au dispărut din alcătuirea corpului vertebral. Coastele sunt prezente la vertebrele cervicale şi la toate vertebrele trunchiului, ca la şopârlele actuale.

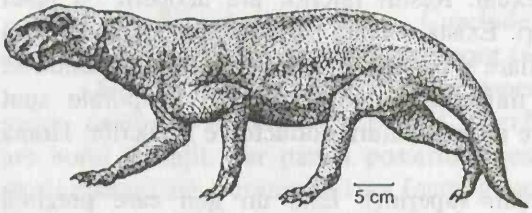


Fig. 168. *Lycaenops* – un therapsid carnivor din Permianul superior al Africii de Sud; reconstituire (după Colbert, din A. S. Romer, 1966).

Subordinul Therocephalia. Acest grup cuprinde o mare diversitate de theriodonte: forme insectivore de talie mică (Scaloposauridae), carnivore de talie mare (Pristerognathidae) sau erbivore (Bauridae), cunoscute din Permianul superior şi Triasicul inferior. Craniul prezintă un palat secundar. La *Bauria*, bara osoasă care separă orbita de fereastra temporală dispare (caracter mamalian). Caninii sunt mari iar dinţii posteriori tind să se reducă numeric. Corpul capătă proporţii mamaliene, având membre relativ lungi, coastele lombare se diminuează iar coada prezintă o mare reducere.

Subordinul Cynodontia. Cynodontele reprezintă cele mai evoluate theriodonte şi sunt cunoscute din perioada Permian superior-Jurasic mediu. Deşi anumite caractere mamaliene apar şi la celelalte therapside, numai cynodontele prezintă o apropiere semnificativă de condiţia mamaliană în structura lor generală (Fig. 169). Narinele, primitiv laterale, devin anterioare la cynodontele bauriamorfe.

Dentiţia se diferenţiază în incisivi, canini şi molari. Numărul de incisivi se reduce la patru pe falca superioară şi trei pe falca inferioară. La cynodontele erbivore (Diademodontidae, Traversodontidae şi Tritylodontidae) dinţii postcanini dezvoltă feţe de eroziune ce intră în ocluzie, fapt ce permitea o mai bună procesare a hranei în timpul mestecatului, neîntâlnită la alte reptile.

Osul dentar se dezvoltă mult, rămânând principalul os care formează falca inferioară (Fig. 169-C). Oasele postdentare din componenţa fălcii inferioare nu sunt strâns sudate la dentar, fiind capabile să se mişte separat, facilitând transmiterea vibraţiilor sonore. Aceste oase se vor reduce mult, dar vor rămâne, la cynodonte, în componenţa fălcii inferioare. Configuraţia şi poziţia relativă a oaselor postdentare ale fălcii inferioare indică, fără nici o îndoială, că

pătratul, articularul şi angularul de la reptile sunt omoloage cu nicovala, ciocanul şi osul timpanic (de care se prinde membrana timpanică) de la mamifere. Pătratul, pierzând legătura cu scvamosalul, păstrează legătura cu stapesul (fostul hiomandibular) care va deveni scăriţa – osicul care la mamifere transmite vibraţiile sonore captate de membrana timpanică, la fereastra ovală.

Articularea fălcii inferioare la craniu se face, în esenţă, între pătrat (din constituţia craniului) şi articular (din constituţia fălcii inferioare). Dentarul dezvoltă o apofiză coronoidă şi un proces coronoid ce pătrunde în interiorul arcului zigomatic, ce va permite realizarea unui nou tip de articulare a fălcii inferioare la craniu, *articulaţia dentaro-scvamosală,* specifică mamiferelor.

Cutia craniană capătă o configuraţie mamaliană prin dezvoltarea ventrală a parietalelor şi a frontalelor, prin integrarea epipterigoidului în peretele craniului (devenind alisfenoid), anterior capsulei otice, şi prin prezenţa unei creste sagitale.

Fosa temporală este enormă, ceea ce indică prezenţa unor muşchi închizători ai fălcilor voluminoşi (fapt reprezentat de extinderea laterală a arcului zigomatic). Astfel, extinderea laterală a arcului temporal inferior (arcul zigomatic), a permis inserţia muşchiului adductor al mandibulei (derivat din *adductor mandibulae externus* de la amniotele primitive) pe faţa externă a dentarului. Acest muşchi se va separa în două unităţi funcţionale: muşchiul *temporalis,* porţiunea medială, cu originea pe acoperişul craniului şi inserţia pe partea laterală a cutiei craniene, şi muşchiul *maseter.* Maseterul se va diferenţia în două unităţi: maseterul intern, cu fibrele orientate în aceeaşi direcţie cu cele ale muşchiului temporal, şi maseterul extern, orientat oblic, anterior. O dată cu dezvoltarea dentarului, şi mai ales a apofizei coronoide, maseterul îşi schimbă progresiv inserţia de pe angular pe dentar, mărind forţa de închidere a fălcilor.

Dintre muşchii mandibulari interni ai primelor amniote, se păstrează muşchiul *pterygoideus,* care contracarează acţiunea de împingere latero-dorsală a fălcii inferioare de către musculatura externă a fălcii inferioare (Fig. 170). Prin mărirea şi extinderea superioară a fosei temporale, la care se adaugă dispariţia postorbitarului, aceasta se contopeşte anterior cu orbita, situaţie care se va păstra, în mod primar, şi la mamifere.

Palatul secundar este solid constituit. Condilul occipital se divide. Primele două vertebre cervicale se specializează (atlas şi axis). Creşte diferenţierea regională a coloanei vertebrele (se individualizează regiunea lombară).

Schimbările în structura centurilor şi a membrelor sunt asociate cu o postură tot mai verticală a corpului. Cavităţile glenoidă şi acetabulară se orientează mai mult în jos decât lateral. În cadrul centurii pectorale, coracoidul şi procoracoidul suferă o reducere gradată. Claviculule rămân dezvoltate la

cynodonte şi mamiferele primitive, ele având rol în rezistenţa trunchiului la forţele mediale puternice, generate de orientarea laterală a membrelor anterioare. Centura pelviană suferă schimbări în legătură cu perfecţionarea mişcărilor longitudinale ale membrelor. Astfel, oasele pubis şi ischion s-au redus, în schimb lama iliacă s-a extins, în special în sens anterior, pentru a creşte aria de origine a muşchilor protractori şi retractori ai femurului. Reamintim că aceeaşi evoluţie spre mişcarea membrelor în direcţie longitudinală au realizat-o tecodontele şi dinosaurii primitivi, dar în cazul acestora, pubisul şi ilionul s-au alungit pentru a creşte distanţa dintre protractorii şi retractorii femurului. Centura pelviană devine asemănătoare cu cea de la marsupiale şi placentare.

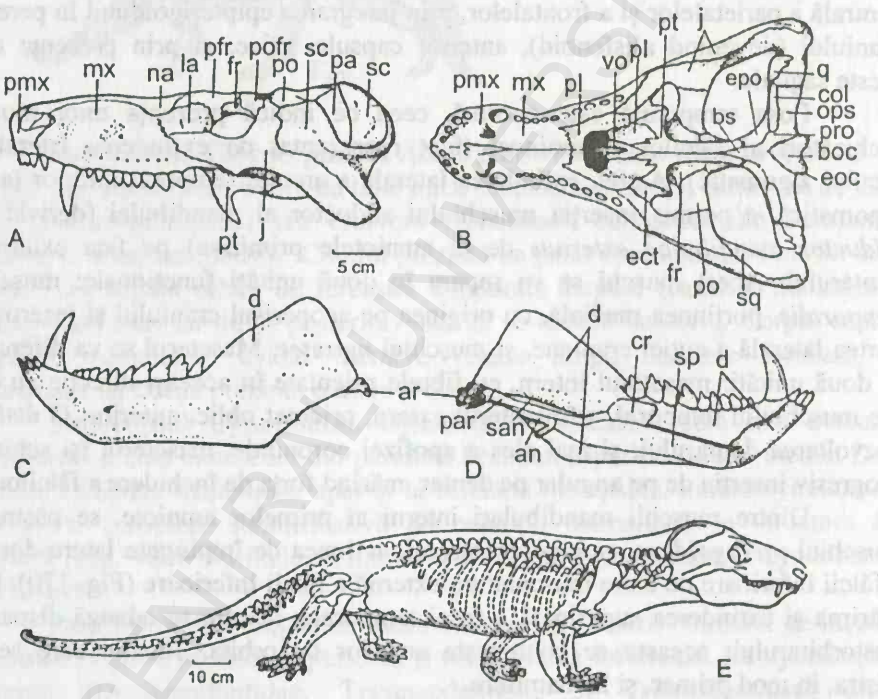


Fig. 169. ***Cynognathus craterinotus*, Triasic inferior-mediu.** Craniul văzut lateral (A), ventral (B); jumătatea stângă a fălcii inferioare văzută pe faţa externă (C1); aceeaşi văzută pe faţa internă (C2); E – scheletul şi conturul corpului reconstituite (din Z. Feider şi colab., 1967); an – angular; ar – articular; boc – bazioccipital; bs – bazisfenoid; cr – coronoid; col – scăriţa; d – dentar; eoc - exoccipital; epo – epiotic; ect – ectopterigoid; fr – frontal; j – jugal; la – lacrimal; mx – maxilar; na – nazal; ops – opistotic; pa – parietal; par – prearticular; pl – palatin; pmx – premaxilar; po – postorbital; pofr – postfrontal; prf – prefrontal; pro – prootic; pt – pterigoid; q – pătrat; san – supraangular; sp – splenial; sph – sfenetmoid; sq – scvamosal; vo – vomer.

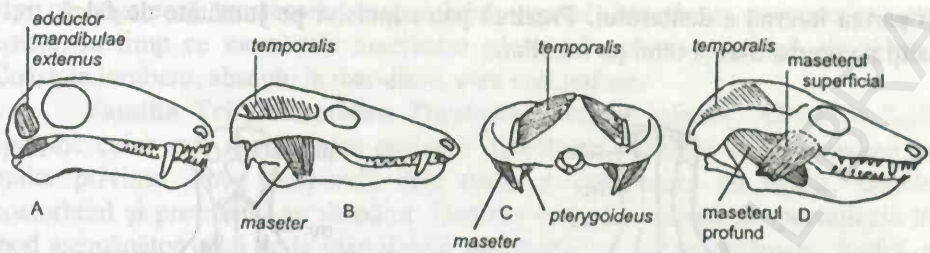


Fig. 170. Evoluția musculaturii închizătoare a fălcilor de tip mamalian (explicația în text). A – *Biarmosuchus*, un therapsid primitiv; B și C – *Thrinaxodon*, un cynodont primitiv; D – *Probainognathus*, un cynodont evoluat (după R. Carroll, 1988).

Membrele se verticalizează și, o dată cu acest proces, se trece de la starea digitigradă (întâlnită la pelicosauri) la starea plantigradă, prin dezvoltarea calcaneului, care joacă rol de pârghie în flectarea ventrală a piciorului. Numărul de falange este identic cu cel de la mamifere.

Mulajele endocraniene arată că volumul creierului nu era semnificativ mai mare decât cel al reptilelor în general, raportat la mărimea corpului.

Este posibil ca unele cynodonte să fi avut corpul acoperit cu păr și să fi realizat un nivel avansat al endotermiei prin creșterea ratei metabolice. Acest proces este sugerat prin dezvoltarea musculaturii adductoare a fălcii inferioare, diferențierea dentiției și dezvoltarea palatului secundar, trăsături asociate cu o masticație prelungită. Caracterele mamaliene apar progresiv, încât departajarea între nivelul de organizare reptilian și cel mamalian este greu de făcut.

Familia Galesauridae. *Thrinaxodon* (Fig. 172) (Triasic inferior, Africa de Sud, Antarctica) era un cinodont cu proporții de carnivor mustelid. Trunchiul era lung, suplu, iar membrele relativ scurte. Corpul avea aproximativ 50 cm lungime, din care 10 cm era lungimea craniului. Arcadele zigomatice se distanțează lateral, asigurând o suprafață mare de inserție a mușchiului maseter la zona temporală și falca inferioară. Dentiția include, pe fiecare jumătate de falcă, 4 incisivi, 1 canin și 7-9 dinți posteriori. Ca și mamiferele, prezintă șapte vertebre cervicale (care păstrează intercentrele, spre deosebire de vertebrele trunchiului care pierd intercentrele). Coastele sunt mult lățite la bază, servind, probabil, la susținerea mai bună a trunchiului și la limitarea ondulării laterale a coloanei vertebrale.

Familia Cynognathidae. *Cynognathus* (Fig. 169) (Triasic inferior-mediu, Africa de Sud, America de Sud) era un carnivor de talie mare (2,50 m lungime din care craniul are 40 cm lungime); fălcile sunt alungite, caninii puternici. Dentarul reprezintă mai mult de 90% din lungimea fălcii inferioare iar oasele postdentare se dispun sub forma unei tije înguste ce se întinde într-un șanț

pe partea internă a dentarului. Prezintă patru incisivi pe jumătate de falcă, trei fixaţi pe premaxilar şi unul pe maxilar.

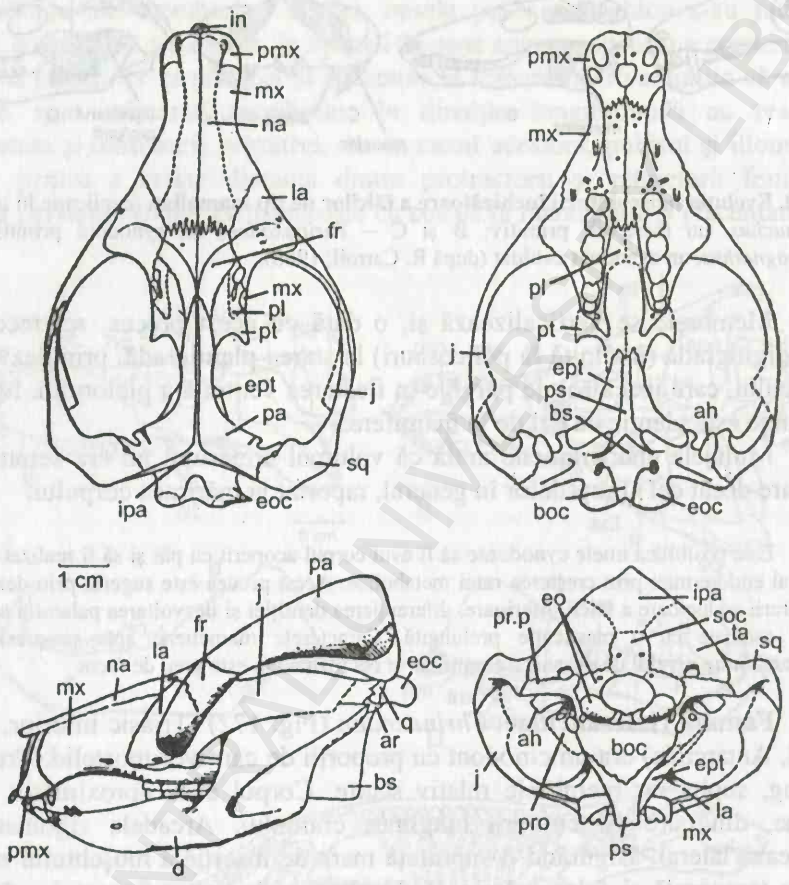


Fig. 171. Tritylodontidae. Craniu de *Oligokyphus*, Jurasic inferior (Europa, America de Nord), un therapsid avansat (după Z. Feider şi colab., 1983); ah – suprafaţa de articulare a hioidului pe procesul paroccipital; ar – articular; boc – bazioccipital ; bs – bazisfenoid; d – dentar; eoc – exoccipital cu condilul său; ept – epipterigoid; fr – frontal; in – incisivul prim; ipa – interparietal; j – jugal; la – lacrimal; mx – maxilar; na – nazal; pa – parietal; pl – palatin; pmx – premaxilar; pro – prootic; pr. p. – procesul paroccipitalului; ps – presfenoid; pt – pterigoid; q – pătrat; sq – scvamozal; soc – supraoccipital; ta – tabular.

Familia Traversodontidae. *Massetognathus* (Fig. 173) (Triasic mediu, America de Sud) era un cynodont erbivor, de aproape 50 cm lungime, cu caninii mult reduşi; diastema dintre canini şi dinţii posteriori este, de asemenea, redusă. Dinţii posteriori sunt extinşi lateral şi prezintă suprafeţe ocluzale transversale,

fapt ce sugerează mestecarea materialului vegetal. Membrele posterioare sunt erecte, în timp ce membrele anterioare păstrează postura sauriană, de târâre. Coastele lombare, absente la mamifere, sunt aici reduse.

Familia Tritylodontidae. *Tritylodon* (Jurasic inferior, Africa de Sud) aparţine celor mai specializate erbivore cynodonte. Craniul este mamalian în multe privinţe. Fosa temporală este mare şi confluează cu orbita. Oasele postorbital şi prefrontal au dispărut. Dentiţia este diferenţiată şi specializată în mod asemănător celei de la mamiferele multituberculate sau rozătoare. Astfel, o pereche de incisivi este mult mărită, caninii sunt reduşi, lăsând un spaţiu liber (diastemă) între ei şi dinţii posteriori molariformi. Aceşti din urmă dinţi sunt străbătuţi de trei şiruri mici a câte doi-patru tuberculi şi prezintă mai multe rădăcini, asemenea molarilor unor mamifere.

Din aceeaşi familie face parte genul *Oligokiphus* (Fig. 171, Fig. 172) (Jurasic inferior, Europa de Vest). Acesta se caracterizează prin talie mică, corp lung şi picioare scurte. Bolta palatină este completă şi foarte asemănătoare cu cea de la mamifere. Falca inferioară este formată în cea mai mare parte din dentar, celelalte oase fiind mult reduse. Între canini şi dinţii posteriori există o diastemă, ca la dentiţia mamiferelor. Condilul occipital este bipartit. Postorbitalul lipseşte iar orbita comunică cu fosa temporală.

Tritylodontidele se cunosc din Triasicul superior şi persistă până la sfârşitul Jurasicului mediu, fiind ultimele therapside (*Kayentatherium*, Jurasic inferior, Fig. 173).

Familia Chiniquodontidae. *Probainognathus* (Fig. 173) (Triasic mediu) se caracterizează în special prin dezvoltarea posterioară a dentarului. Supraangularul se articulează cu scvamosalul, formând o nouă articulaţie a fălcii inferioare, situată lateral faţă de articulaţia reptiliană persistentă (dintre articular şi pătrat). Incisivii superiori se fixează numai pe premaxilare, ca la mamiferele evoluate. Familia Chiniquodontidae cuprinde cynodonte carnivore.

Familia Tritheledontidae (Ictidosauria). *Diarthrognathus* (Fig. 173) (Jurasic inferior, Africa de Sud). Este un gen de talie mică, cu craniul mic, de 5 cm lungime. Dentarul are ramura ascendentă foarte dezvoltată, făcând, probabil, posibilă o articulaţie suplimentară, dentaro-scvamosală, pe lângă cea realizată de osul pătrat, acum mult redus. Oasele postdentare din falca inferioară se găsesc în stadiul premergător înglobării pătratului în urechea medie, unde va deveni un os de transmisie – nicovala. Arcul zigomatic este subţire.

Tritheledontidele sunt cunoscute prin intermediul a trei genuri din intervalul Triasic superior-Jurasic inferior (Africa de Sud, America de Sud). Ele se deosebesc printr-o serie de caractere mamaliene suplimentare: pierderea barei postorbitare dintre orbită şi fereastra temporală; arc zigomatic subţire; lărgirea cavităţii nazale; formarea unui perete osos între cavităţile orbitare; formarea unui

cingulum (o muchie) pe partea externă a dinților postcanini superiori; sunt singurele cynodonte cunoscute la care dinții sunt acoperiți cu smalț prismatic, ca la mamifere; articularea fălcii inferioare se face aproape în întregime între dentar și scvamosal; oasele postdentare s-au redus la o tijă subțire. La reptile, cele două jumătăți ale fălcii inferioare sunt ferm fuzionate frontal la nivelul simfizei, dar la tritheledontide, tritylodontidae și mamifere fălcile rămân nefuzionate, fiind unite doar prin țesut conjunctiv. Acest lucru permite fiecărei jumătăți de falcă să se rotească separat în timpul masticației.

Scheletul postcranian este mai puțin cunoscut. Vertebrele gâtului sunt mai scurte și mobile; vertebrele dorsale sunt distincte de cele lombare; ilionul este redus la o lamă îngustă ca o tijă, ca la mamifere; centurile sunt modificate pentru a permite membrelor să facă mișcări mai ample, asemenea celor de la mamifere.

După unii autori Familia Tritheledontidae grupează cele mai apropiate reptile sinapside de structura mamaliană (pe baza smalțului de tip mamalian al dinților). Alți autori consideră Familia Chiniquodontidae (Fig. 173) ca fiind cea mai apropiată de mamifere, avându-se în vedere dezvoltarea puternică a palatului secundar, dinții posteriori comprimați lateral, cu tuberculi dispuși în serii longitudinale, ca în cazul primelor mamifere.

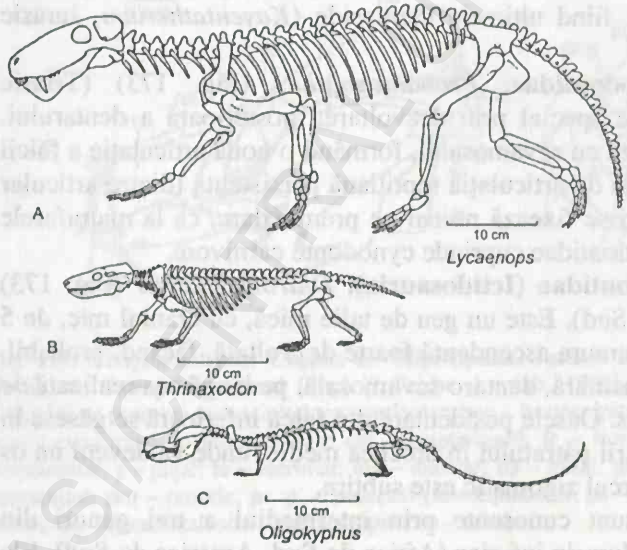


Fig. 172. Reducerea taliei la therapsidele evoluate, pe măsură ce se acumulează caracterele mamaliene (A-C) (după F. H. Pough și colab., 1996); A – *Lycaenops*, Permian superior; B – *Thrinaxodon*, Triasic inferior; C – *Oligokyphus*, Jurasic inferior.

Cynodontele carnivore devin tot mai rare spre sfârșitul Triasicului. Spița de theriodonte care a dat naștere mamiferelor nu este cunoscută cu certitudine, tritheledontidele părând a fi cel mai mult apropiate de mamifere (Fig. 173).

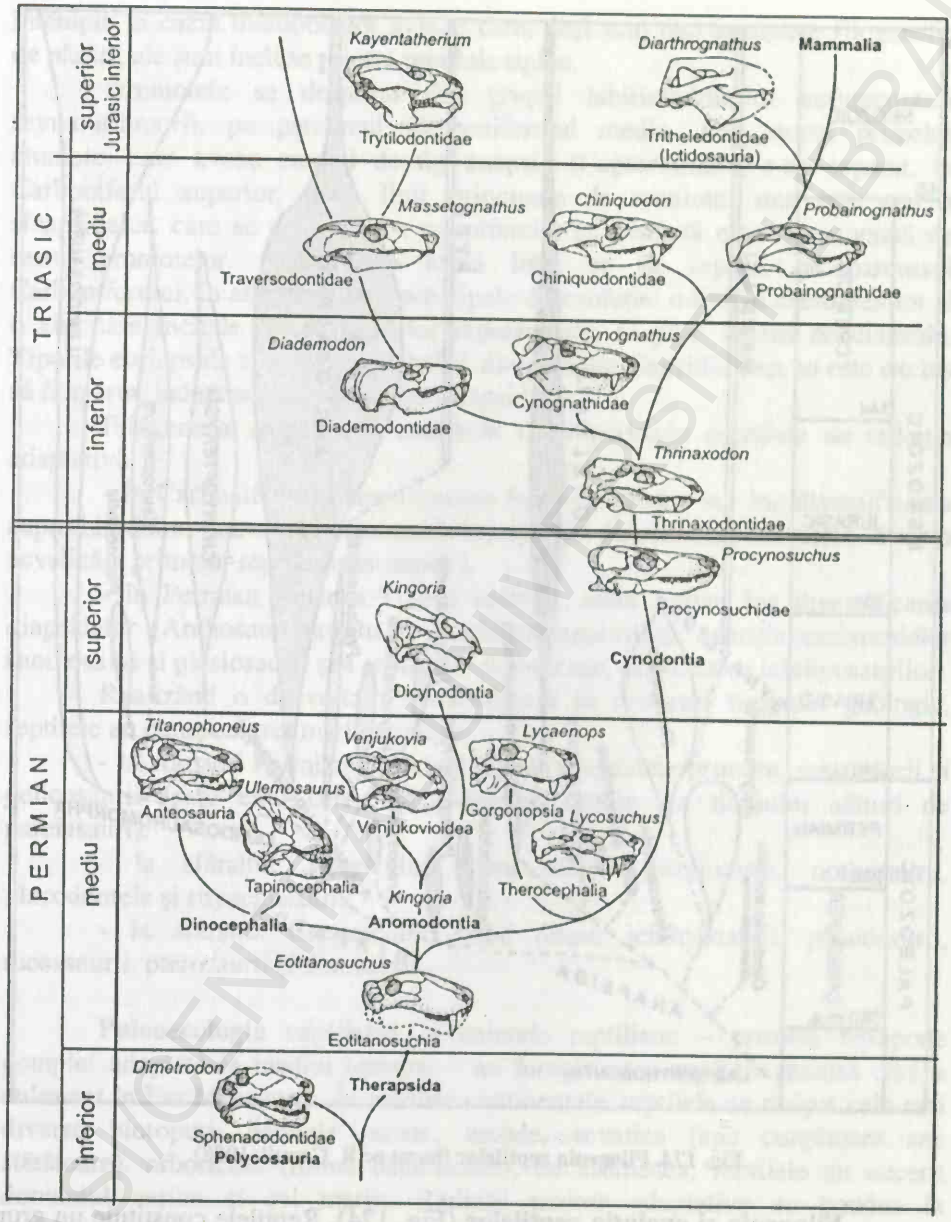


Fig. 173. Radiația adaptativă a therapsidelor și originea mamiferelor (după K. V. Kardong, 1998).

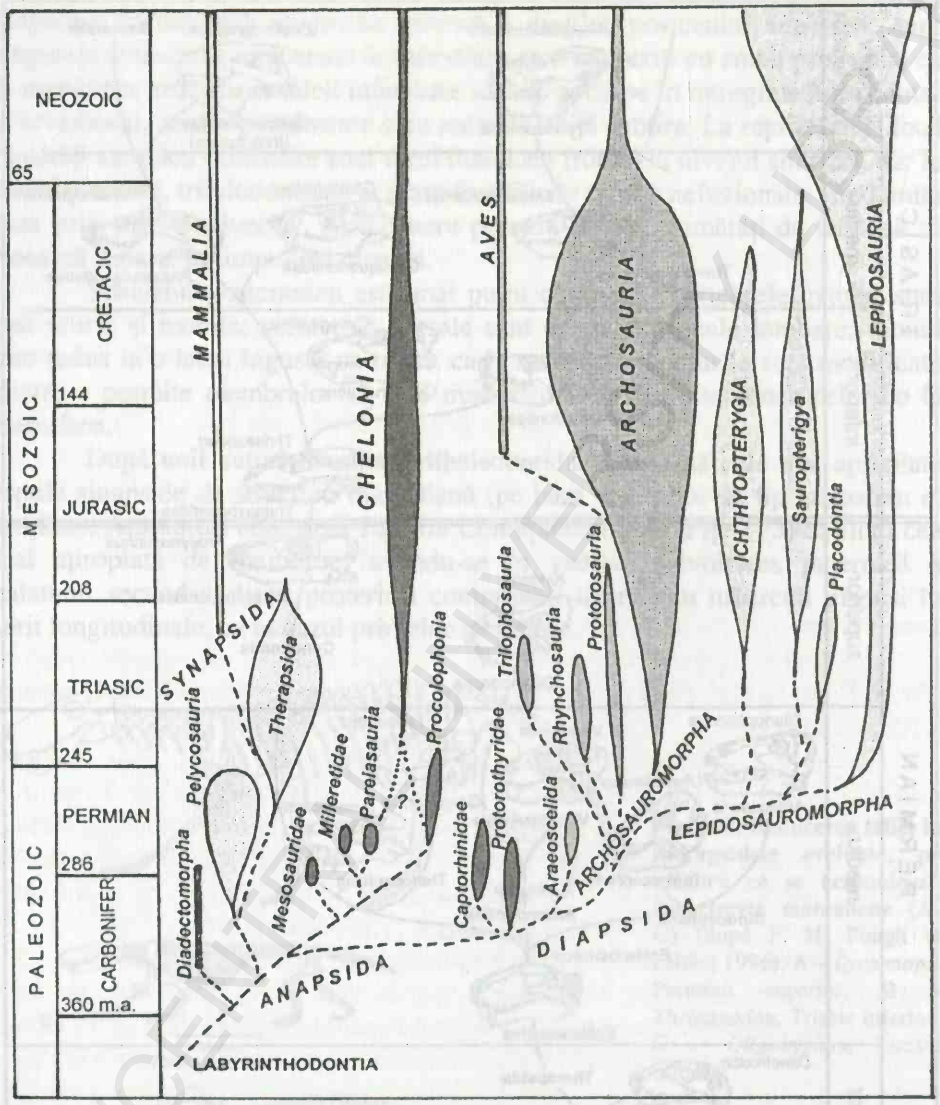


Fig. 174. Filogenia reptilelor (bazat pe R. Carroll, 1988).

Filogenia şi evoluţia reptilelor (Fig. 174). Reptilele constituie un grup heterogen din punct de vedere filogenetic. Din cele expuse la partea de sistematică s-a văzut că theriodontele, deşi sunt în mod obişnuit clasificate printre reptile, se apropie filogenetic mai mult de mamifere. Acelaşi lucru se

întâmplă în cazul theropodelor aviene care, deşi sunt mai apropiate filogenetic de păsări, ele sunt incluse printre reptilele tipice.

Amniotele se desprind din grupul labirintodonţilor anthracosauri seymouriamorfi, pe parcursul Carboniferului mediu. Din stocul primelor amniote, care aveau craniul de tip anapsid (Captorhinida), s-au separat, în Carboniferul superior, două linii principale de amniote: una este cea a sinapsidelor, care se continuă cu mamiferele, iar cealaltă este reprezentată de restul amniotelor. Acestă din urmă linie se va separa, pe parcursul Carboniferului, în alte două linii principale de evoluţie: o linie a chelonienilor şi o alta care include restul reptilelor reprezentate, se pare, numai de diapside. Tipurile euriapside au derivat, probabil, din condiţia diapsidă, deşi nu este exclus să fi apărut, independent, din stadiul anapsid.

Filogeneza reptilelor a cunoscut două perioade esenţiale de radiaţie adaptativă:

- în Carbonifer superior-Permian inferior, când a vut loc diversificarea captorhinidelor, dezvoltarea sinapsidelor, apariţia diapsidelor, adaptarea la viaţa acvatică a primelor reptile (mesosaurii);
- în Permian superior-Triasic inferior, când a avut loc diversificarea diapsidelor (Archosauromorpha şi Lepidosauromorpha), apariţia euriapsidelor (nothosauri şi plesiosauri) şi a reptilelor placodonte, dezvoltarea ichthyosaurilor.

Realizând o dezvoltare extraordinară în decursul timpului geologic, reptilele au cunoscut trei mari extincţii:

- la sfârşitul Permianului, când dispar anapsidele primare, mesosaurii şi pelicosaurii (care erau cele mai puternice reptile ale timpului alături de pareiasauri).
- la sfârşitul Triasicului, când dispar tecodontele, nothosaurii, placodontele şi rhynchosaurii;
- la sfârşitul Cretacicului, când dispar ichthyosaurii, plesiosaurii, mosasaurii, pterosaurii şi dinosaurii.

Paleoecologia reptilelor. Amniotele reptiliene – primele tetrapode complet adaptate la mediul terestru – au înregistrat o evoluţie intensă care a culminat în Era Mesozoică. În mediile continentale, reptilele au ocupat cele mai diverse biotopuri: habitate uscate, umede, acvatice (ape curgătoare sau stătătoare), arboricole (forme cătărătoare); de asemenea, reptilele au cucerit domeniul aerian şi cel marin. Radiaţii majore adaptative au condus la specializări ecologice care caracterizează grupe taxonomice mari, cum este cazul ichthyosaurilor – dintre reptilele marine – sau al pterosaurilor –, ordin de reptile zburătoare. În alte cazuri, acelaşi grup cuprinde reprezentanţi adaptaţi la medii

variate, cum este cazul crocodilienilor (tereştri, bipezi şi patrupezi, dulcicoli amfibii şi marini pelagici).

Reptilele sunt, în esenţă, animale de uscat. Grupe care au rămas prin marea majoritate a reprezentanţilor lor animale de uscat, au fost anapsidele primitive, sinapsidele şi dinosaurii. Se constată însă, faptul că, chiar de la începutul radiaţiei lor adaptative, unele grupe de reptile s-au adaptat, până la supraspecializare, la mediul acvatic şi chiar aerian.

Adaptări la viaţa acvatică au realizat numerose grupe, cei mai specializaţi la acest mediu fiind ichthyosaurii, care nu puteau ieşi niciodată pe uscat şi ajunseseră să aibă aspectul peştilor. Alte grupe de reptile acvatice aveau membrele transformate în palete înotătoare dar păstrau posibilitatea de a se retrage pe ţărm: plesiosaurii, mosasaurii, crocodilii marini, chelonienii marini. Adaptări la viaţa acvatică, nu atât de avansate, au realizat: placodontele, unele diapside primitive (thalatosaurii, champsosaurii), unele archosauromorfe (protorosaurii), unii archosauri (phytosaurii, crocodilienii de apă dulce), lepidosaurii (tangasauridele, pleurosaurii şi, mai nou, lacertilienii şi ofidienii).

Reptile cu adevărat zburătoare au fost pterosaurii. Adaptări la planare au realizat unele diapside primitive (coelurosauravide şi lacertilieni). Păsările, prin originea lor, sunt dinosauri adaptaţi la zbor.

Clasa AVES

Păsările reprezintă o linie specializată de archosauri theropozi care s-au adaptat în mod primar la locomoţia prin zbor activ (batant), dobândind o homeotermie endotermă. Prin caracterele noi, câştigate ca urmare a adaptării la zbor, inclusiv metabolismul intens, păsările sunt calitativ deosebite şi superior organizate faţă de tetrapodele reptiliene (care au rămas poikiloterme sau homeoterm-ectoterme), fiind clasificate într-o clasă proprie. În fauna actuală se cunosc 153 (166 după alte clasificări) de familii de păsări, dintre care 134 cu reprezentanţi fosili; 77 familii sunt dispărute.

Caractere generale. Păsările sunt tetrapode bipede, cu membrele anterioare transformate în aripi şi corpul acoperit cu pene. În fauna actuală ele constituie un grup omogen de tetrapode.

Scheletul (Fig. 175). Structura scheletului la păsări constituie rezultatul unor modificări legate de necesitatea reducerii greutăţii corpului şi a dezvoltării musculaturii de zbor. Oasele suferă două procese esenţiale: pneumatizarea şi fuzionarea lor în cadrul unor complexe osoase. Oasele pneumatice sunt subţiri, prevăzute la interior cu punţi osoase transversale pentru creşterea rezistenţei mecanice.

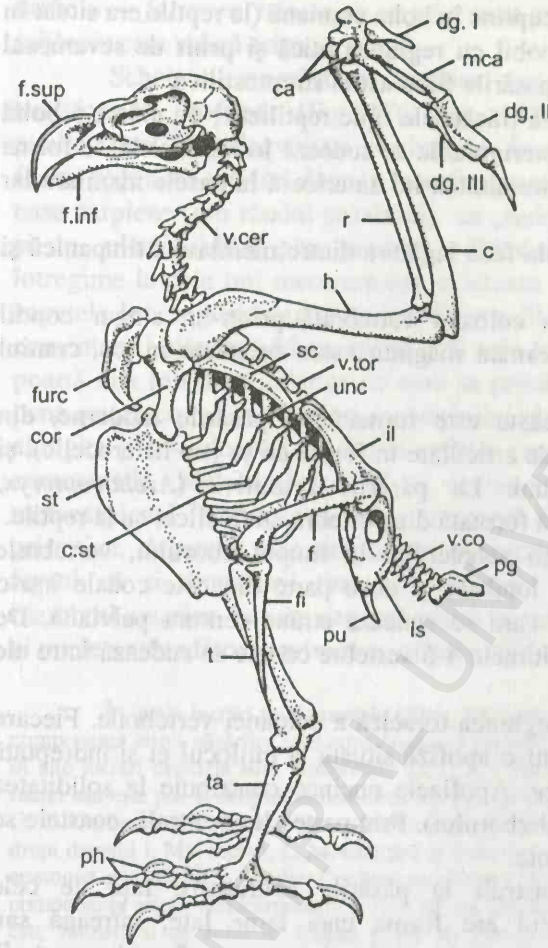


Fig. 175. Scheletul la păsări (vultur) (după J. Dorst, 1974, din F. H. Pough şi colab., 1996); c – cubitus; ca – carpiene; cor – coracoid; c. st – coastă sternală; dg. I – primul deget; dg. II – al doilea deget; dg. III – al treilea deget; f – femur; fi – fibula; f. inf – falca inferioară; f. sup – falca superioară; furc – furcula; h – humerus; il – ilion; is – ischion; mca – metacarpiene; ph – falangele degetelor; pg – pigostil; pu – pubis; r – radius; sc – scapular; st – stern; t – tibia; ta – tarsometatars; unc – apofiză uncinee; v. co – vertebre codale; v. cer – vertebre cervicale; v. tor – vertebre toracice.

Craniul. La păsări, craniul are o formă globulară şi este format din oase subţiri şi strâns fuzionate, la care suturile obliterează precoce. Cavitatea cerebrală este mai mare decât cea de la reptile, fapt legat de dezvoltarea encefalului şi de cuprinderea în peretele cutiei craniene a scvamosalului, care, la reptile, este situat în afara cavităţii craniene. Orbitele sunt mari şi separate printr-un sept care lipseşte la reptile. Arcul temporal superior a dispărut, rezultând o singură fosă care, la *Archaeopteryx,* era separată de orbită printr-o bară osoasă; această bară se pierde la păsările moderne, fosa comunicând larg cu orbita. Fosa preorbitară (lacrimală) există ca şi la reptile. Osul pătrat formează o articulaţie

foarte mobilă, atât cu oasele craniene (prin pătratojugal) cât şi cu falca inferioară (prin articular). Scvamosalul este cuprins în bolta craniană (la reptile era situat în afara ei). Pătratul este articulat mobil cu regiunea otică şi prins de scvamosal doar prin formaţiuni ligamentare, păsările fiind astfel streptostilice.

Baza craniului îşi păstrează trăsăturile tipic reptiliene; nu există o boltă palatină secundară. Palatinele şi pterigoidele se sudează într-o arcadă de forma unei tije care se articulează cu extremitatea lui anterioară la oasele maxilare iar cu cea posterioară la osul pătrat.

În urechea medie, columela face legătura dintre membrana timpanică şi fereastra ovală.

Craniul se articulează la coloana vertebrală printr-un singur condil occipital; acesta, împreună cu foramen magnum, sunt orientate în jos, craniul făcând un unghi drept cu gâtul.

Coloana vertebrală. Aceasta este formată, la păsările moderne, din vertebre biconvexe, cu suprafeţe de articulare în formă de şa (tip heterocelic), şi este diferenţiată în cinci regiuni. La păsările primitive (*Archaeopteryx, Ichthyornis*) coloana vertebrală era formată din vertebre amficelice, ca la reptile.

Pentru creşterea rigidităţii scheletului în timpul zborului, vertebrele sacrale fuzionează cu vertebrele lombare şi cu o parte din cele codale într-o singură piesă – *synsacrum* – la care se sudează strâns centura pelviană. De asemenea, la păsările moderne, ultimele 4-6 vertebre codale se sudează între ele formând *pigostilul.*

Coastele se dezvoltă în regiunea toracică a coloanei vertebrale. Fiecare coastă se sprijină pe cealaltă printr-o apofiză situată la mijlocul ei şi îndreptată posterior, numită *apofiză uncinee.* Apofizele uncinee contribuie la soliditatea cuştii toracice (necesară în timpul zborului). Prin partea lor ventrală, coastele se prind de osul stern, os lat şi puternic.

Sternul este diferit construit la păsările zburătoare faţă de cele nezburătoare. La primele, sternul are forma unei lame late, întreagă sau prevăzută cu ferestre şi diferite prelungiri laterale, şi cu o creastă medio-ventrală numită carenă, care oferă o suprafaţă mare de inserţie muşchilor pectorali – muşchii zborului. La păsările nezburătoare, sternul este lipsit de carenă.

Centurile şi membrele. Centurile sunt puternice. Centura pectorală are claviculele sudate într-un os în formă de V numit *furcula* (iadeş). Cele două braţe ale furculei ţin, ca un resort, îndepărtate între ele cele două aripi, care, în timpul zborului, sunt trase una spre cealaltă de muşchii pectorali. Păsările nezburătoare au claviculele libere sau reduse. Coracoidul este îndreptat ventral, uşor posterior, şi articulat semimobil cu capătul său distal la stern iar cu capătul său proximal este unit fix cu scapularul. În locul de unire a coracoidului cu scapularul se găseşte cavitatea glenoidă, în care se articulează humerusul. Aceste

trei oase (coracoid, scapular, humerus) se unesc şi cu clavicula, delimitând un orificiu – *foramen triosseum* – prin care trece tendonul muşchiului pectoral mijlociu care ridică aripa.

Scheletul membrului anterior (aripa), adaptat la zbor, a suferit transformări profunde (Fig. 176, Fig. 177-A-B). Oasele humerus, radius şi cubitus sunt bine dezvoltate şi alungite. În schimb, scheletul autopodului este foarte redus, el servind doar la inserţia penelor. La adult se găsesc numai două oase carpiene (din rândul proximal): un „radial" (în realitate radial plus central) şi un „ulnar" (ulnar plus pisiform). Rândul distal de carpiene este sudat în întregime la cele trei metacarpiene existente. Metacarpienele (II-IV), unite prin capetele lor, se articulează cu trei degete (II, III, IV sau I, II, III – a se vedea comentariul ulterior). Metacarpianul II este foarte scurt şi rămâne liber distal; el poartă una sau două falange de care se prind penele ce formează *alula* (câteva pene scurte cu rol în coordonarea zborului planat). Metacarpienele III şi IV sunt alungite şi se sudează între ele la ambele capete, delimitând un spaţiu interosos caracteristic. Metacarpianul III se prelungeşte cu două sau trei falange iar metacarpianul IV este mai redus şi poartă doar o singură falangă. La formele primitive, degetele sunt dezvoltate şi terminate cu gheare. De remarcat este faptul că şi dinosaurii theropozi prezintă aceeaşi specializare tridactilă la membrul anterior, în care degetul mijlociu este mai mare. La tipurile alergătoare şi unele scufundătoare primitive, aripile sunt atrofiate sau chiar absente.

În unele lucrări fundamentale (Kent, 1965; Romer, 1966) metacarpienele şi degetele din componenţa aripii păsărilor sunt considerate ca aparţinând radiilor I, II şi III şi nu II, III şi IV, iar în alte lucrări degetele sunt numerotate cu 1, 2, 3 fără a se preciza dacă este vorba de numărul radiei sau este pur şi simplu numerotarea unui şir de degete. În tratatul de anatomie comparată de G. T. Dornescu şi O. C. Necrasov (1968) se precizează că degetul II a fost în mod greşit socotit drept degetul I. Mai recent, L. M. Chiappe şi colaboratorii (1999) în lucrarea monografică privind anatomia şi sistematica familiei Confuciusornithidae (Jurasic superior-Cretacic inferior) descrie, în componenţa aripii, metacarpienele I, II şi III, cu degetele corespunzătoare. Aceeaşi nomenclatură este folosită şi de Julia A. Clarke şi M. A. Norell în lucrarea privind morfologia şi poziţia filogenetică a speciei *Apsaravis ukhaana* din Cretacicul superior al Mongoliei (2002). Dacă aceste analize paleo-anatomice sunt corecte (şi nu avem motive de îndoială în această privinţă), este de neconceput ca la păsările moderne metacarpienele şi degetele corespunzătoare să fie altele decât I, II şi III.

Pe de altă parte, se ştie că, atunci când degetele s-au redus numeric, primele care s-au micşorat şi apoi au dispărut au fost degetele laterale, respectiv I şi V. În acest caz este mai logic să considerăm că degetele de la aripa păsării aparţin radiilor II, III şi IV. La dinosaurii theropozi, presupuşii strămoşi ai păsărilor, se consideră că cele trei degete de la membrul anterior sunt I, II, III (Fig. 176-E-H). Dar, în acest caz, strânsa legătură a păsărilor cu theropodele

devine problematică pentru că încă la primele theropode se constată micşorarea degetelor IV şi V şi dezvoltarea degetelor I-III.

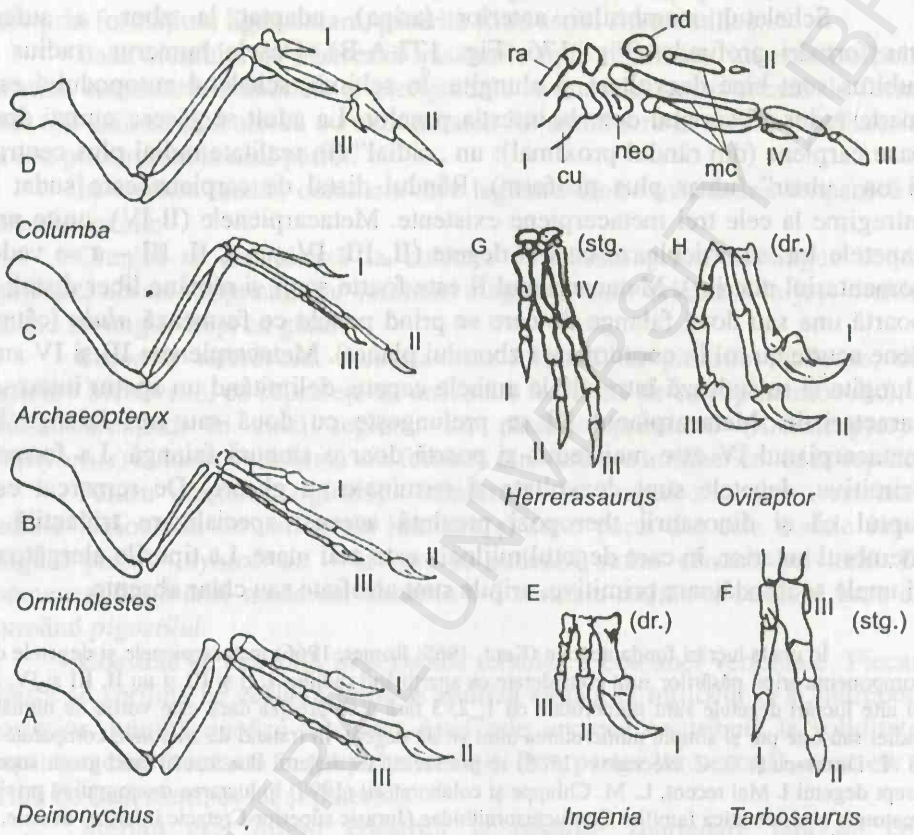


Fig. 176. Comparaţie între alcătuirea autopodului membrului anterior la păsări (C, D, I) şi la mai multe genuri de dinosauri theropozi (A, B, E-H). Autopodul păsărilor este tridactil şi, în majoritatea cazurilor, degetul mijlociu este mai dezvoltat. Acest deget se crede că aparţine radiei II de falange. Totuşi, mulţi autori consideră că la păsări degetul mijlociu este degetul III. La theropodul primitiv *Herrerasaurus* (Triasic) degetele IV şi V sunt deja atrofiate iar la tiranosauridul *Tarbosaurus* (Cretacic superior) se reduce, aproape complet, şi degetul III. Dacă păsările au păstrat degetele II-IV şi nu I-III, ca şi dinosaurii cu care se înrudesc prin multe alte caractere scheletice, atunci afinitatea lor strânsă cu theropodele trebuie reconsiderată; I-V – degete; cu – cubitus; mc – metacarpiene; neo – neomorfic; ra – radius; rd – radial; dr. – autopodul drept; stg. – autopodul stâng (A-D după Osborn, 1975, în R. Carroll, 1988; F după Norman, 1986, în M. Benton, 2000; G după P. Sereno, în M. Benton, 2000; E, H după D. Lambert, 1998; I după Smith, în K. V. Kardong, 1998).

Centura pelviană se caracterizează prin alungirea exagerată spre partea anterioară a osului ilion şi sudarea lui la osul sacrum, realizând o bază solidă de articulare a femurului. Ischionul este îndreptat înapoi şi sudat proximal cu ilionul. Pubisul, foarte subţire, este orientat, de asemenea, înapoi şi prins cu capătul anterior în jurul cavităţii cotiloide. De regulă, cele două oase pubiene nu sunt unite între ele, astfel încât bazinul este larg deschis ventral, permiţând eliminarea ouălor mari.

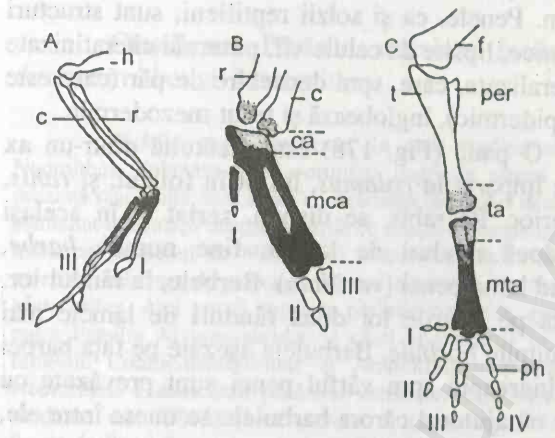


Fig. 177. Scheletul membrelor la păsări. A – aripă de *Archaeopteryx*; B – aripă de pasăre actuală; C – picior de pasăre (din V. Barbu, 1968); c – cubitus; ca – carpiene; f – femur; h – humerus; mca – metacarpiene; mta – metatarsiene; per – fibula (peroneu); ph – falange; r – radius; ta – tars; ti – tibia; tm – tarsometatars ; I – V – numărul radiei cu falange (la aripă, după unele opinii, degetele I, II, III sunt considerate a fi corespunzătoare radiilor II, III, IV).

Membrele posterioare sunt adaptate la staţiunea şi locomoţia bipedă, având o postură parasagitală (Fig. 177-C). Deoarece cavitatea cotiloidă este situată mult posterior faţă de centrul de greutate al corpului, femurul se orientează mult oblic, înainte, pentru ca punctul de sprijin al piciorului să cadă pe aceeaşi verticală cu centrul de greutate al corpului. Stilopodul, fiind imobilizat în această poziţie, locul său, funcţional, a fost luat de zeugopod, reprezentat de o tibie dezvoltată şi de un peroneu mult redus (sudat pe o mare parte din lungimea sa cu tibia). Reducerea peroneului se explică prin faptul că piciorul nu execută mişcări laterale şi de rotaţie. La tibie, s-au sudat şi oasele tarsiene proximale, formând împreună *tibiotarsul*. Oasele tarsiene distale şi trei oase metatarsiene, corespunzătoare radiilor II, III şi IV, sunt contopite într-un singur os alungit numit *tarsometatars*.

Păsările actuale paleognate prezintă, ca şi dinosaurii theropozi, un proces ascendent al astragalului situat în faţa tibiei, numit *proces pretibial*. La păsările neognate, procesul pretibial este în legătură cu calcaneul, fapt care a sugerat iniţial opinia că păsările moderne ar avea origine polifiletică. Studiile embriologice au arătat însă că, în stadiu embrionar, procesul pretibial de la

neognate începe ca un mic proces cartilaginos asociat cu astragalus după care se schimbă ataşarea la calcaneu.

Păsările păstrează patru degete la membrul posterior, al cincilea lipsind întotdeauna. La multe specii, dispare şi degetul I iar la struţul african au rămas numai două degete (III şi IV).

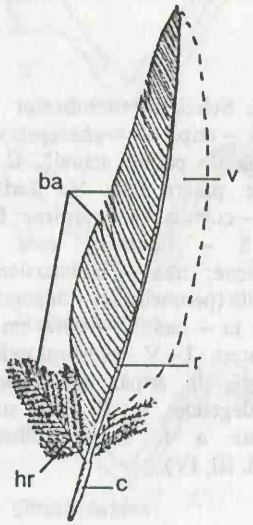


Fig. 178. Pană de contur (schemă); ba – barbe cu barbule; c – calamus; hr – hiporahis; r – rahis; v – vexillum.

Penele. O trăsătură distinctivă a păsărilor este prezenţa penelor, structuri omoloage cu solzul reptilian. Penele, ca şi solzii reptilieni, sunt structuri epidermice, lipsite de celule vii, puternic cheratinizate şi mineralizate, care, spre deosebire de păr (care este strict epidermic), înglobează şi ţesut mezodermic.

O pană (Fig. 178) este alcătuită dintr-un ax care se împarte în *calamus*, înfipt în folicul, şi *rahis*, la exterior. Pe rahis, se dispun, seriat şi în acelaşi plan, două rânduri de lamele fine numite *barbe*, formând lama penei (*vexillum*). Barbele, la rândul lor, prezintă pe laturile lor două rânduri de lamele mai mici, numite *barbule*. Barbulele aşezate pe faţa barbei ce se îndreaptă spre vârful penei sunt prevăzute cu cârlige cu ajutorul cărora barbulele se unesc între ele, pana căpătând soliditate.

Din locul unde calamusul se continuă cu rahisul, pe faţa ventrală a penei, se dezvoltă o formaţiune numită *hiporahis*, care la unele păsări (cazuar) are aceeaşi structură şi mărime ca pana, fiind formată din rahis, barbe şi barbule. De obicei, însă, hiporahisul este mult mai redus, mai ales la penele mari ale aripilor şi ale cozii.

Penele de contur, după poziţia lor, se împart în: *remige*, dezvoltate pe aripi, *rectrice*, situate pe coadă, şi *tectrice*, pe restul corpului.

Penele au fost considerate mult timp structuri care se găsesc numai la păsări. În ultimii ani însă, au fost descoperiţi dinosauri cu pene, cum este genul *Caudipteryx,* ceea ce înseamnă că aceste formaţiuni externe ale corpului au precedat apariţia păsărilor. *Caudipteryx* prezintă pene primitive, la capătul cozii, pe membrele anterioare şi pe trunchi, fără caracteristici aerodinamice.

Acest fapt dovedeşte că trăsăturile aviene au apărut treptat, înlocuind caracterele reptiliene pe măsură ce specializarea la zbor devenea tot mai accentuată. Penajul a servit la început, probabil, ca mijloc de reglare a temperaturii corpului, prin limitarea pierderilor de căldură, şi s-a dezvoltat o dată

cu endotermia. Ulterior, penele au devenit elemente indispensabile pentru realizarea zborului.

În multe privinţe, păsările pot fi considerate cele mai avansate vertebrate. Pentru a putea întreţine un zbor puternic, păsările au o rată metabolică şi o temperatură a corpului mai ridicate decât cele ale celor mai evoluate mamifere. De asemenea, prin structura, funcţia şi eficienţa aparatului respirator, păsările sunt unice şi unele dintre cele mai bine adaptate vertebrate la mediul de viaţă.

Clasificare. Păsările, actuale şi fosile, sunt cuprinse în două subclase: Archaeornithes şi Metornithes.

Păsările sunt clasificate, în mod tradiţional, în două subclase: Archaeornithes şi Neornithes. Subclasa Archaeornithes cuprinde numai genul *Archaeopteryx*, la care scheletul prezintă mai multe asemănări cu strămoşii theropozi decât cu păsările moderne. Pe măsură ce s-au acumulat informaţii despre păsările ce ocupă o poziţie intermediară între *Archaeopteryx* şi păsările moderne, termenul de *Neornithes* a fost restrâns la păsările moderne, paleognate şi neognate, pierzând valoarea de subclasă. Restul păsărilor, în afară de *Archaeopteryx*, constituie Subclasa Metornithes. Aici vor fi cuprinse păsările cretacice, grupate în Diviziunea Ornithothoraces (mai puţin Familia Alvarezsauridae, a cărei apartenenţă la clasa păsări este discutabilă, precum şi familiile Confuciusornithidae şi Ambiortidae), şi păsările moderne, incluse în Diviziunea Neornithes. Clasificarea păsărilor cretacice, care reprezintă formele de trecere spre păsările moderne, este dificilă şi cu caracter de provizorat din cauza cunoaşterii unui număr limitat de forme fosile şi foarte incomplete. Păsările moderne actuale sunt greu de clasificat din motivul arătat, la care se mai adaugă faptul că există numeroase caractere convergente ce maschează adevăratele înrudiri între diferitele ordine şi familii.

Subclasa Archaeornithes

Această subclasă cuprinde numai genul *Archaeopteryx* (Fig. 179-A-B-D), cea mai veche pasăre cunoscută, care provine din Jurasicul superior al Germaniei. *Archaeopteryx* este primul exemplu dat de animal cu poziţie de „verigă lipsă" între două grupe principale de vertebrate – reptile şi păsările moderne. Până acum se cunosc şapte schelete (patru aproape complete şi trei parţiale) şi o pană izolată care sunt atribuite genului *Archaeopteryx*.

Este sugestiv să menţionăm că al cincilea schelet, aproape complet de *Archaeopteryx* (lipseşte craniul şi o parte din vertebrele cervicale) a fost descoperit în anul 1951 la Eichstätt şi identificat într-o colecţie privată din Germania în 1970, crezându-se în acest interval de timp că aparţine unui mic dinosaur din Jurasicul superior – *Compsognathus* – , deoarece placa calcaroasă fosiliferă, nefiind complet curăţată, nu erau vizibile amprentele penelor.

Nu există nici o trăsătură a scheletului de *Archaeopteryx* care să fie în mod unic aviană; toate au fost descrise la genuri clasificate printre dinosauri. Dacă toate elementele scheletului sunt considerate de valoare echivalentă în clasificare, atunci *Archaeopteryx* ar putea fi considerat un *dinosaur cu pene*. Chiar şi prezenţa penelor, considerate până nu demult un caracter tipic al păsărilor, nu mai are importanţă exclusivă, de curând fiind descoperiţi dinosauri theropozi cu pene (*Caudipteryx*). Ceea ce deosebeşte, într-o primă etapă, păsările de dinosauri sunt mai puţin elementele scheletice ca atare şi mai mult *proporţiile noi ale elementelor scheletice* – cazul membrului anterior devenit *aripă* – precum şi unele *elemente fiziologice,* ca locomoţia alternativă – cursorială şi prin zbor –, şi o rată metabolică crescută.

Archaeopteryx avea mărimea unui porumbel. Scheletul nu este format din oase pneumatice. Craniul, cu oasele sudate, cu regiunea cerebrală voluminoasă şi orbite mari, este de tip avian dar, precum strămoşii reptilieni, prezintă un inel sclerotical şi dinţi dispuşi în alveole pe ambele maxilare (care au luat forma unui cioc). Coloana vertebrală este alcătuită din vertebre amficelice, nesudate. Coada are o structură osoasă, fiind formată din 21 de vertebre (sau 22-23 după alte date); lipseşte pigostilul. Coastele cervicale sunt articulate mobil la vertebre iar cele toracice sunt lipsite de apofiza uncinee. Sternul nu prezintă carenă şi nu era calcifiat (al şaptelea exemplar descoperit, în 1992 la Solnhofer, avea sternul osificat). Asemenea reptilelor primitive, există coaste ventrale (*gastralia*).

Centura pectorală este similară cu cea a dinosaurilor theropozi. Ea nu este legată de stern ca la păsările moderne. Coracoidul, înclinat în jos, este prea scurt pentru a putea realiza legătura cu sternul. Claviculele, unite, formează *furcula* dar aceasta are forma de V şi nu de Y ca la păsările moderne (lipseşte hipocleidul). Mult timp s-a crezut că prezenţa furculei este un caracter exclusiv avian. Acest caracter însă a fost găsit şi la dinosauri, mai multe genuri de theropode având claviculele sudate în formă de V (de exemplu la genul *Velociraptor*).

Membrele anterioare conservă structura primitivă dinosauriană. Stilopodul şi zeugopodul păstrează aceleaşi proporţii ca la dinosaurii celurosaurieni de tip *Ornitholestes* sau *Compsognathus* (Fig. 179-C). Autopodul prezintă trei carpiene iar metacarpienele sunt neunite şi se continuă cu trei degete prevăzute cu gheare.

Centura pelviană este de model saurischian. Ischionul nu este sudat cu ilionul, iar bazinului îi corespund cinci-şase vertebre sacrale. Pubisul este vertical, ca la theropode, şi nu rotat posterior ca la păsările moderne. Precizăm că rotaţia în sens posterior a pubisului, considerată o trăsătură specific aviană, este prezentă şi la unele genuri de dinosauri theropozi.

Scheletul membrului posterior este asemănător, în cea mai mare măsură, păsărilor moderne şi, în acelaşi timp, dinosaurilor. Capul femural este răsucit medial, fibula este mai redusă decât tibia, oasele tarsiene proximale sunt integrate cu capătul tibiei iar tarsienele distale sunt fuzionate cu capetele metatarsienelor. Metatarsienele, în număr de patru, sunt alungite şi parţial fuzionate unul cu altul. Degetele II, III şi IV sunt îndreptate înainte iar degetul I este orientat înapoi.

Toate asemănările scheletice între păsări şi dinosauri susţin ipoteza originii dinosauriene a păsărilor (Fig. 183).

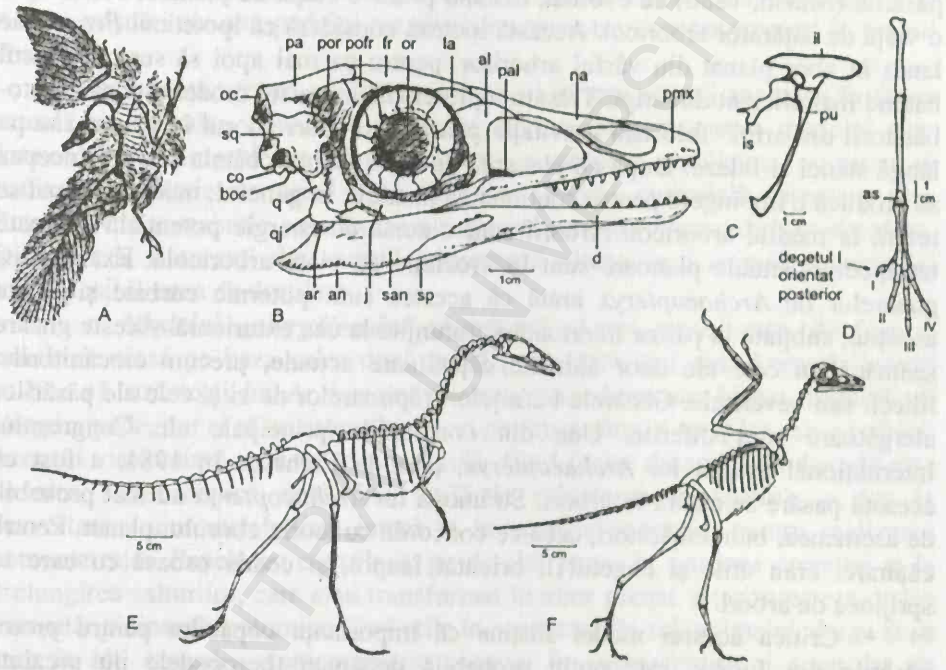


Fig. 179. ***Archaeopteryx lithographica*****, Jurasic superior (A-D).** A – exemplarul descoperit în 1876 în apropiere de Eichstätt (Germania) şi păstrat la Universitatea Humbold din Berlin; B – craniul reconstituit după exemplarul de la Berlin; C – centura pelviană; D – membrul posterior; E-F – comparaţie între scheletul de *Archaeopteryx* (F) şi cel de *Compsognathus longipes* (E), un mic dinosaur theropod de un metru lungime, din Jurasicul superior; se constată multe asemănări prinvind caracterele scheletului (A din Z. Feider şi colab., 1967; B după Heilmann, din J. Piveteau, 1958; C după Wellnhofer, 1974, în M. Benton, 2000; D după Wellnhofer, 1987, în M. Benton, 2000; E-F din E. Buffetaut, 1993); al – adlacrimal; an – angular; ar – articular; as – astragalus; bo – bazioccipital; co – condil; d – dentar; fr – frontal; il – ilion; is – ischion; j – jugal; la – lacrimal; na – nazal; or – orbită; pa – parietal; pal – palatin; pmx – premaxilar; pofr – postfrontal; por – postorbital; pu – pubis; q – pătrat; qj – pătratojugal; san – supraangular; sp – splenial; sq – scvamosal; I-IV – degete.

Penele şi originea zborului. *Archaeopteryx* prezintă pene pe aripi (remige), pe coadă (rectrice) şi pe întreg corpul (tectrice). Penele sunt foarte asemănătoare cu cele ale păsărilor moderne, având rahisul dispus asimetric, ca în cazul păsărilor bune zburătoare (la cele mai multe păsări nezburătoare, penele sunt simetrice).

Pentru explicarea originii zborului au fost elaborate două modele devenite clasice: modelul planat şi modelul cursorial, dar şi două modele mai noi, cel al „alergătorului cățărător" şi cel al „alergătorului prădător şi săritor".

a. Modelul planat. Este cel mai vechi şi mai larg acceptat şi consideră că păsările (Marsh, 1880) au evoluat, trecând printr-o etapă de planare, corelată cu o viaţă de cățărător arboricol. Această ipoteză consideră că ipoteticul *Proavis* se lansa în zbor planat din vârful arborilor, pentru ca mai apoi să susţină zborul bătând mai eficient din aripi. Trăsătura principală a acestui model este că „proto-bătătorii din aripi" foloseau gravitaţia pentru a-şi spori zborul în păduri sau pe lângă stânci şi faleze. După ce planarea devenea stabilă, bătaia aripilor începea să producă o împingere pentru continuarea planării. În general, modelul planat se referă la mediul arboricol. Arborii sunt o sursă de energie potenţială iar toate tetrapodele actuale planoare sunt în asociaţie cu viaţa arboricolă. Examinarea ghearelor de *Archaeopteryx* arată că acestea sunt puternic curbate şi foarte ascuţite, subţiate la partea interioară şi rotunjite la cea exterioară. Aceste gheare seamănă cu cele ale unor animale cățărătoare actuale, precum ciocănitorile, liliecii sau veveriţele. Ghearele bufniţelor, răpitoarelor de zi şi cele ale păsărilor alergătoare sunt diferite. Una din concluziile principale ale Congresului Internaţional asupra lui *Archaeopteryx*, ţinut la Eichstätt în 1984, a fost că această pasăre se cățăra în arbori. Strămoşii lui *Archaeopteryx* au fost probabil, de asemenea, buni cățărători, ceea ce concordă cu teoria zborului planat. Pentru cățărare, erau utile şi degetul I, orientat înapoi, şi coada osoasă cu care se sprijinea de arbori.

Critica acestui model susţine că importanţa copacilor pentru proto-păsările din Jurasic este puţin probabilă deoarece theropodele nu prezintă trăsături specializate pentru cățărare. În acest caz, s-ar fi folosit în fazele iniţiale zborul descendent, din locuri înalte, fără a fi necesară viaţa arboricolă. Totodată, păsările, şi astăzi, ca animale bipede, au membrele posterioare puternice şi bine dezvoltate la locomoţia terestră; nici un caracter scheletic al piciorului nu indică o specializare anterioară arboricolă. Teoria arboricolă, susţinută de structura ghearelor, nu explică bipedia într-un mediu arboricol.

b. Modelul cursorial. Acest model prezintă proto-zburătorul ca un biped alergător, făcând scurte salturi de la sol. Salturile devin mai întinse o dată ce membrele anterioare sunt folosite pentru echilibrare şi propulsare şi animalul începe să zboare. Deficienţa acestui model este că alergătorul trebuie să

acţioneze împotriva gravitaţiei şi, practic, este imposibil să obţină o forţă de împingere cu picioarele necesară zborului, chiar dacă ar sări la orice înălţime. Totuşi, theropodele şi toate păsările au membrele posterioare adaptate pentru alergare. Ostrom (1979) a sugerat că prinderea insectelor zburătoare în timpul alergării şi săriturii în sus putea favoriza dezvoltarea unor aripi care funcţionau ca nişte palete pentru prins insecte. Fiind folosite în acest fel, selecţia a favorizat indivizii cu „aripi" tot mai puternice care au permis să transforme saltul în zbor planat. Mişcările necesare prinderii insectelor zburătoare puteau fi executate şi de braţele unui theropod precum *Deinonychus* sau *Velociraptor* care, graţie carpienelor de formă semilunară, putea roti şi plia autopodul înapoi, lângă corp. Aceste mişcări ale autopodului membrelor anterioare sunt necesare şi în timpul zborului.

Deficienţa acestui model este că nu se găsesc situaţii analoage în fauna actuală şi, mai ales, pentru că nu poate oferi o imagine asupra modului cum forme cu aripi imperfecte, necesare pentru a menţine stabilitatea, au ajuns să realizeze o bătaie de aripă utilă zborului. Teoria cursorială (alergare plus fluturare din membrele anterioare) nu explică apariţia *capacităţii de decolare*. Dimpotrivă, fluturatul din „aripi" micşorează viteza unui animal cursorial şi scade posibilitatea de decolare.

c. Modelul „alergătorului cățărător". Acest model este, de fapt, o concluzie trasă pe baza celor două teorii prezentate mai sus. Această ipoteză susţine că strămoşii lui *Archaeopteryx* erau mici dinosauri bipezi, capabili să alerge repede, dar şi să se cațere în arbori pentru a vâna, a se apăra sau a cuibări. Această viaţă mixtă, terestră şi arboricolă, fiind foarte dinamică (o dovadă este vederea stereoscopică dobândită, utilă la orientarea în spaţiu), a dus la dezvoltarea unui metabolism intens şi la apariţia penajului pentru realizarea homeotermiei. Penele au contribuit, pe de altă parte, la uşurarea corpului şi la prelungirea salturilor, care s-au transformat în zbor planat. Aterizarea era de tip paraşută, picioarele puternice fiind utile în acest caz. Pe sol, animalul alerga şi se urca în alţi copaci – comportament esenţial în supravieţuire şi controlat de selecţie.

d. Modelul „alergătorului prădător şi săritor". Această ipoteză are ca prim argument asemănarea ghearelor celor trei degete ale membrului anterior de la unul din exemplarele cunoscute de *Archaeopteryx* cu ghearele de la piciorul unei păsări prădătoare. Asemănările morfologice între elementele scheletice ale aparatului pectoral de la *Archaeopteryx* şi cele de la numeroase genuri de celurosauri ar putea constitui dovada unei asemănări în ceea ce priveşte rolul biologic al acestor organe şi anume *funcţia de apucare*. Deşi poartă pene, antebraţul, braţul şi umărul de la *Archaeopteyx* nu sunt mult modificate faţă de condiţia scheletului ce caracterizează micile theropode prădătoare. Concluzia

care rezultă este că membrul anterior de la *Archaeopteyx* (schelet plus muşchi) pare să fi fost *la fel de bine adaptat la prădat ca şi la zbor.* Pornind de la aceste considerente, J. Ostrom a postulat că aripile incipiente ale proavienilor au evoluat, mai întâi, ca nişte *organe prehensile* şi ulterior ca organe de fluturat în timpul salturilor de atac-apărare. O serie de modele aerodinamice au sugerat că evoluţia aripii la păsări ar fi ajutat la *saltul orizontal* după pradă. Prin mişcarea mai amplă a membrelor anterioare, proavianul cursorial ar fi putut alerga, controla adversarul la înălţime şi menţine echilibrul în timpul luptei. Având în vedere multitudinea şi diversitatea celurosaurilor, nu este greu de imaginat specializarea unor mici forme prădătoare care au dezvoltat aripile ca o tehnică de atac-apărare. Saltul în atac era util pentru creşterea forţei de atac, câştigarea de înălţime şi precizie (aşa cum se observă astăzi la luptele dintre cocoşi, de exemplu). Totodată saltul permitea o refugiere rapidă. Prelungirea saltului, ca mod de atac, a fost o adaptare posibilă la theropodele cursoriale cu greutate corporală redusă. Dezvoltarea saltului în contextul unui comportament de prădare a constituit o *preadaptare* ce a deschis o nouă perspectivă în evoluţia celurosaurienilor – *saltul ca mijloc de locomoţie pe distanţe scurte şi apoi transformarea lui în zbor.* Pe această cale se poate explica trecerea la viaţa arboricolă fără modificarea esenţială a piciorului de tip cursorial: animalul sărea/zbura într-un arbore pe care apoi mergea sau alerga pe crengile mai groase ca pe sol, păstrându-şi echilibrul cu ajutorul aripilor. În acest nou context, ghearele de prădător ale aripilor puteau servi şi la căţărat iar deficitul de abilităţi locomotorii în arbori putea fi uşor compensat prin marea mobilitate a membrelor anterioare în menţinerea echilibrului. Rezultă că la originea zborului, ca mod de deplasare, stă *comportamentul de prădător săritor* al unor mici dinosauri theropozi.

Zborul n-a fost un scop în sine. Indivizii mai agili şi mai uşori puteau alerga mai repede prin pădurile dese, se puteau căţăra mai uşor şi, cu cât penajul era mai dezvoltat, reuşeau, pe termen scurt, să sară sau să planeze mai bine, iar pe termen lung, să reziste mai bine la variaţiile de temperatură, dezvoltând homeotermia endotermă. Zborul activ şi metabolismul intens s-au condiţionat reciproc şi au evoluat împreună în cazul păsărilor.

Trăsăturile structurale ale scheletului la *Archaeopteryx* par a fi de tipul prădătorilor tereştri alergători şi săritori care erau, de asemenea, capabili de zbor pe distanţe scurte (Peterson, 1985). *Archaeopteryx* depăşise deja stadiul de zbor planat şi, după toate evidenţele, era capabilă de zbor batant dar pe distanţe scurte. La vertebratele planoare (dermoptere), elementele proximale ale scheletului aripii sunt mai alungite decât cele distale; la cele cu zbor batant (pterosaurii, păsările, chiropterele), elementele distale sunt, în special, mai alungite. Lungimea elementelor distale ale aripii la *Archaeopteryx* sugerează că

zborul batant era important pentru această pasăre. Comparativ cu pterosaurii contemporani, *Archaeopteryx* avea însă un zbor mult mai slab.

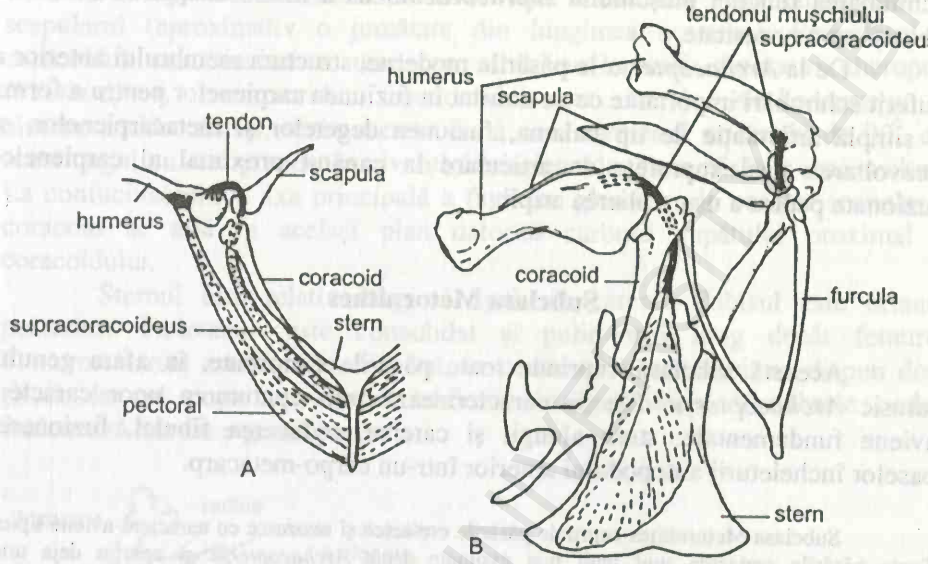


Fig. 180. Principalii mușchi pentru zbor la păsări. A – secțiune transversală prin stern în care se vede relația dintre marele pectoral și *supracoracoideus*; B – vedere frontală și laterală a sternului și a centurii pectorale în care se observă inserția mușchiului *supracoracoideus*, prin *foramen triosseum*, peste capătul dorsal al humerusului; foramenul este format la locul de articulare a trei oase: furcula, coracoidul și scapularul (după F. H. Pough și colab., 1996).

Originea caracterelor aviene evoluate. Cele mai remarcabile modificări osteologice în vederea dezvoltării capacității de zbor au fost reducerea cozii la un scurt pigostil și dezvoltarea unei carene sternale. Coracoidul se alungește mult și formează o articulație de sprijin pe stern. Articularea coracoidului, claviculei, scapularului și humerusului, cu delimitarea unui *foramen triosseum*, prin care trece tendonul mușchiului *supracoracoideus*, constituie un element important în dezvoltarea zborului (Fig. 180). Acest mușchi ridică aripa, deși păstrează poziția primitivă, ventrală, fața de humerus. La păsările moderne, *supracoracoideus* este cel mai mare mușchi ridicător al aripii.

Configurația coracoidului la *Archaeopteryx*, indică faptul că mușchiul *supracoracoideus* era situat în poziția primitivă, comună și altor tetrapode, și ar fi putut servi la împingerea humerusului în direcție antero-ventrală. Ostrom (1976) consideră că funcția primitivă a mușchiului *supracoracoideus* la *Archaeopteryx*, corelată cu absența unei carene sternale, sugerează că această

pasăre nu putea zbura. Feducia (1980) şi alţi autori arată că la lilieci deşi există un *supracoracoideus*, ridicarea aripii se face prin acţiunea *deltoidului* şi a muşchiului *coracobrachialis*. Acest model ar fi putut acţiona la *Archaeopteryx*; schimbarea funcţiei muşchiului *supracoracoideus* a fost o adaptare rafinată la zbor şi nu o necesitate.

De la *Archaeopteryx* la păsările moderne, structura membrului anterior a suferit schimbări importante ce au constat în fuziunea carpienelor pentru a forma o simplă articulaţie de tip balama, fuziunea degetelor şi metacarpienelor, şi dezvoltarea unei suprafeţe de articulare la capătul proximal al carpienelor fuzionate pentru a uşura plierea aripii.

Subclasa Metornithes

Această subclasă cuprinde toate păsările cunoscute, în afara genului jurasic *Archaeopteryx*. Ele se caracterizează prin conturarea unor caractere aviene fundamentale: stern alungit şi carenat, reducerea fibulei, fuzionarea oaselor încheieturii autopodului anterior într-un carpo-metacarp.

Subclasa Metornithes cuprinde păsările cretacice şi neozoice cu caractere aviene tipice. Toate păsările cretacice sunt mult mai evoluate decât *Archaeopteryx* şi aparţin deja unor numeroase căi adaptative, ceea ce sugerează că apariţia şi diversificarea iniţială a păsărilor moderne s-ar fi putut realiza chiar în Jurasicul superior, din forme contemporane cu *Archaeopteryx*. Excluzând familiile Alvarezsauridae, Confuciusornithidae şi Ambiortidae, care cuprind forme foarte primitive sau insuficient cunoscute, Subclasa Metornithes se împarte în două mari diviziuni: Ornithothoraces şi Neornithes.

Familia Alvarezsauridae. Cuprinde forme aberante, nezburătoare, cu membrele anterioare foarte scurte dar cu structură puternică. La *Mononykus* (Cretacic superior, Mongolia) (Fig. 181-A-B) humerusul, radiusul şi ulna sunt foarte scurte, dar robuste, oasele încheieturii fuzionate; este prezent un singur deget (degetul I scurt şi puternic). Utilitatea acestor membre mici este necunoscută. Membrele posterioare sunt bine dezvoltate, cu fibula subţire şi ascuţită. Deşi este o formă terestră, sternul este carenat; furcula nu a fost găsită. Unii autori consideră că aceste forme ar putea reprezenta nişte theropode aberante şi nu păsări.

Familia Confuciusornithidae. În anul 1994, au fost descoperite noi genuri de păsări în nord-estul Chinei (provincia Liaoning), în depozite vechi de peste 120 de milioane de ani (?Jurasic superior-Cretacic inferior), din care provin şi dinosaurii cu pene *Sinosauropteryx* şi *Caudipteryx*. O pasăre descoperită în aceste depozite fosilifere este *Confuciusornis sanctus* care era de mărimea unei ciori şi lipsită de dinţi (Fig. 181-C). Aripile, relativ scurte, sunt

aproape la fel de primitive ca şi cele de la *Archaeopteryx*, cu stilopodul mai lung decât zeugopodul iar autopodul mai lung decât zeugopodul. Cele trei degete ale aripii sunt bine dezvoltate şi terminate cu gheare puternice, curbate. Coastele toracice au apofiză uncinee. Coracoidul este robust dar scurt comparativ cu scapularul (aproximativ o jumătate din lungimea acestuia). Scapularul şi coracoidul sunt fuzionate unul cu altul ca la unii dinosauri theropozi (*Velociraptor*, oviraptoride, troodontide) sau ca la *Archaeopteryx* şi alvarezsauride. Astfel, tijele acestor două oase formează un unghi de 90^0, dar acest unghi nu este prezent la nivelul feţei glenoide, ca la păsările mai evoluate La confuciusornitide axa principală a faţetelor glenoide ale oaselor scapular şi coracoid se află în acelaşi plan datorită curburii capătului proximal al coracoidului.

Sternul este relativ lung şi lipsit de carenă. Pubisul este orientat posterior. Tibiotarsul este consolidat şi puţin mai lung decât femurul. Tarsometatarsul este format. Ventral, în continuarea sternului, se dispun două şiruri de cel puţin opt coaste abdominale (*gastralia*). Vertebrele codale fuzionează într-un pigostil puternic.

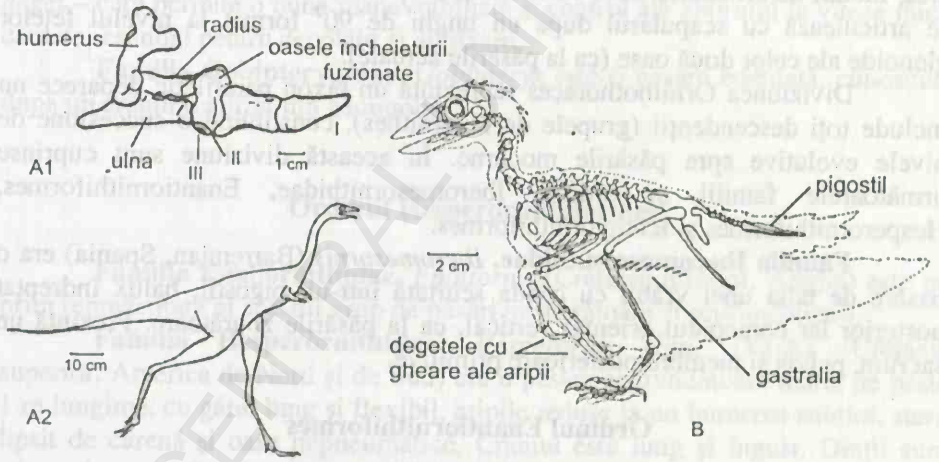


Fig. 181. Metornithes. A – *Mononykus* (Cretacic superior, Mongolia): A1 – membrul anterior; A2 – reconstituirea corpului; B – *Confuciusornis sanctus*, reconstituire (A după M. Benton, 2000; B după Chiappe şi colab., 1999); I, II, III – degete.

Confuciusornis prezintă un dimorfism sexual exprimat printr-o diferenţiere a penajului excelent conservată, masculii având o pereche de pene mult alungite la nivelul cozii. *Confuciusornis* zbura mai bine decât *Archaeopteryx* şi se pare că trăia în colonii mari, după cum sugerează resturile ce

provin de la sutele de exemplare găsite pe o arie restrânsă (40 de indivizi la 100 m^2). În stratele aceluiaşi depozit au mai fost descoperite încă alte şase genuri de păsări cretacice.

Familia Ambiortidae. *Ambiortus* (Neocomian, Asia Centrală) prezintă un stern cu carenă, coracoide alungite, carpometacarpiene fuzionate, apropiindu-se de păsările moderne zburătoare. Degetul mare al aripii păstrează cea de-a treia falangă, spre deosebire de păsările moderne care au numai două falange la acest deget. Relaţiile filogenetice ale acestor păsări sunt greu de precizat din cauza materialului fosil incomplet de care dispunem.

Diviziunea Ornithothoraces

Aici sunt cuprinse numai păsări cretacice, cu o poziţie intermediară între *Archaeopteryx* şi păsările moderne. În general, ele sunt puţin cunoscute (şi greu de clasificat) din cauza numărului mic de fosile. Păsările Ornithothoraces se caracterizează prin prezenţa unui pigostil, postura verticală a coracoidului şi, mai ales, modul de articulare între coracoid şi scapular. La aceste păsări, coracoidul se articulează cu scapularul după un unghi de 90^0 format la nivelul feţelor glenoide ale celor două oase (ca la păsările actuale).

Diviziunea Ornithothoraces reprezintă un taxon parafiletic deoarece nu include toţi descendenţii (grupele de Neornithes), constituind o succesiune de nivele evolutive spre păsările moderne. În această diviziune sunt cuprinse următoarele familii şi ordine: Iberomesornithidae, Enantiornithiformes, Hesperornithiformes şi Ichthyornithiformes.

Familia Iberomesornithidae. *Iberomesornis* (Barremian, Spania) era o pasăre de talia unei vrăbii cu coada scurtată într-un pigostil, halux îndreptat posterior iar coracoidul orientat vertical, ca la păsările zburătoare. Prezintă un sacrum, pelvis şi membre posterioare primitive.

Ordinul Enantiornithiformes

Reprezintă principalul grup de păsări cretacice (12 sau chiar mai multe specii cunoscute), răspândite în lumea întreagă din Cretacicul inferior (China, Australia, Spania) şi Cretacicul superior (America de Nord şi de Sud, Asia Centrală). Talia lor variază de la cea a unei vrăbii (*Sinornis*) până la forme cu anvergura aripilor de un metru. Majoritatea prezentau dinţi. Numele de „păsări opuse" (gr. *enantios* – opus, invers) (Walker, 1981) este legat de prezenţa unor caractere particulare: scapularul şi coracoidul sunt unite printr-o articulaţie, invers situaţiei întâlnite la celelalte păsări (la păsările moderne coracoidul şi

scapularul sunt unite fix). Astragalul şi calcaneul fuzionează cu tibia, formând un tibiotars.

Familia Enantiornithidae. *Sinornis* (Cretacic inferior, China) trăia mai ales în copaci şi era capabilă de zbor susţinut. Are caractere comune cu *Archaeopteryx* şi dinosaurii theropozi: autopodul aripii flexibil iar degetele poartă gheare. Este mai apropiată însă de păsări prin faptul că are un stern mare, osificat, hallux pe deplin îndreptat înapoi.

Concornis (Cretacic inferior, Spania) prezintă caractere de pasăre cățărătoare, cu hallux-ul orientat posterior, gheare lungi, recurbate; de asemenea, oasele picioarelor sunt mai mult fuzionate decât la tipurile precedente: este format un *tibiotars* (prin fuziunea între ele a oaselor astragal, calcaneu şi tibie) şi un *tarsometatars* (tarsienele distale unite cu metatarsienele); metatarsienele sunt fuzionate numai proximal. Aripile au proporţiile celor de la păsările moderne dar degetele sunt încă prevăzute cu gheare.

Enantiornis (Cretacic superior, Argentina) este o pasăre la care centura pectorală şi elementele aripii indică o capacitate bună de zbor.

Eoalulavis (Cretacic superior, Spania), veche de 115 milioane de ani, este prima pasăre care prezintă *alula* – un smoc de câteva pene ataşat la primul deget – care permite o bună manevrabiliate şi control ale zborului la viteze mici, caracter esenţial pentru decolare şi aterizare.

Familia Gobipterygidae. *Gobipteryx* este o pasăre edentată, cunoscută după un craniu fosilizat din Mongolia.

Ordinul Hesperornithiformes

Familia Enaliornithidae. *Enaliornis* (Cretacic inferior, Anglia) este un prim reprezentant al acestui grup de păsări nezburătoare şi scufundătoare.

Familia Hesperornithidae. *Hesperornis* (Fig. 182-A) (Cretacic superior, America de Nord şi de Sud) era o pasăre scufundătoare mare, de peste 1 m lungime, cu gâtul lung şi flexibil, aripile reduse la un humerus subţire, stern lipsit de carenă şi oase nepneumatice. Craniul este lung şi îngust. Dinţii sunt prezenţi pe maxilarul superior şi pe dentar (premaxilarele sunt lipsite de dinţi). Vertebrele sunt amficelice iar cele codale nu sunt sudate într-un pigostil. Picioarele sunt bine dezvoltate. Resturile fosile au fost găsite în depozite marine de coastă, ceea ce sugerează că trăiau în populaţii numeroase la marginea mărilor.

Familia Baptornithidae. *Baptornis* (Cretacic superior, Kansas) este un gen asemănător cu *Hesperornis,* adaptat la viaţa acvatică, dar de talie mai mică.

Hesperornithiformele dispar la sfârşitul Cretacicului.

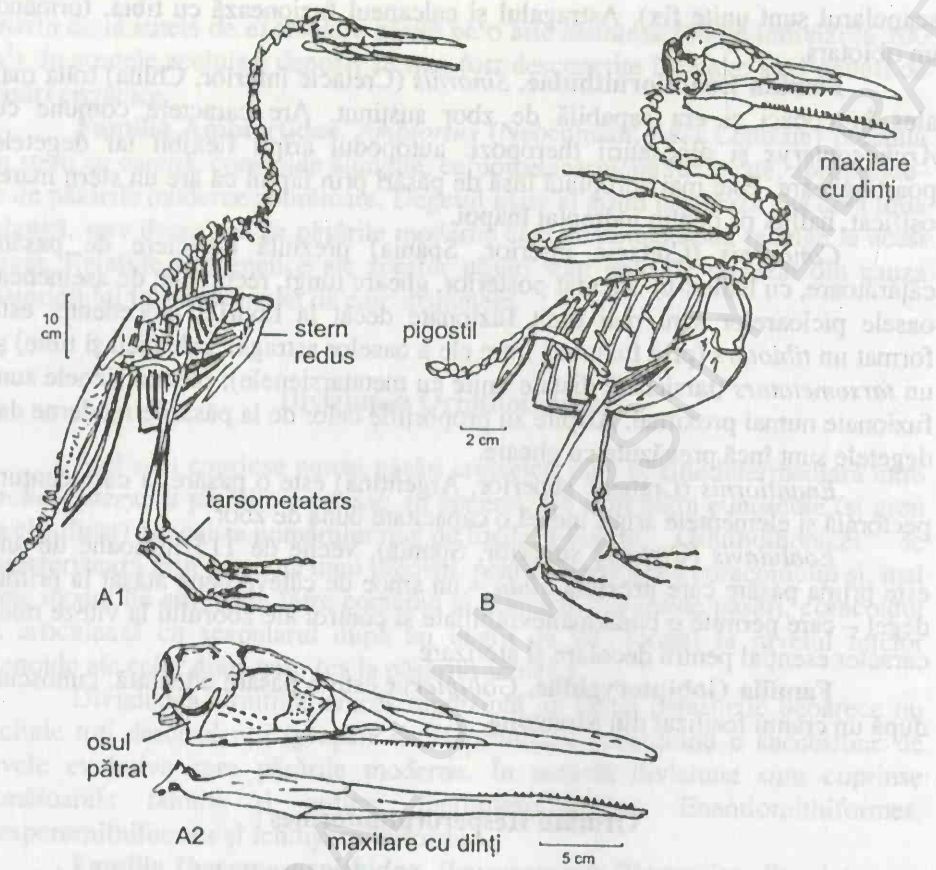


Fig. 182. Ornithurae, Cretacic superior. A – *Hesperornis*: A1 – schelet; A2 – craniu; B – *Ichthyornis* (A1, B după Marsh, 1880, din R. Carroll, 1988; A2 după L. Martin, din R. Carroll, 1988).

Ordinul Ichthyornithiformes

Familia Ichthyornithidae. *Ichthyornis* (Fig. 182-B) (Cretacic superior, America de Nord) este o pasăre zburătoare de mărimea unui porumbel. Capul este mare, cu fălci masive prevăzute cu dinți scurți și ascuțiți. Sternul are o carenă osificată, bine dezvoltată. Vertebrele sunt amficelice iar pigostilul nu este format. A fost găsită în depozite marine, de mică adâncime. Ichthyornithiformele dispar la sfârșitul Cretacicului.

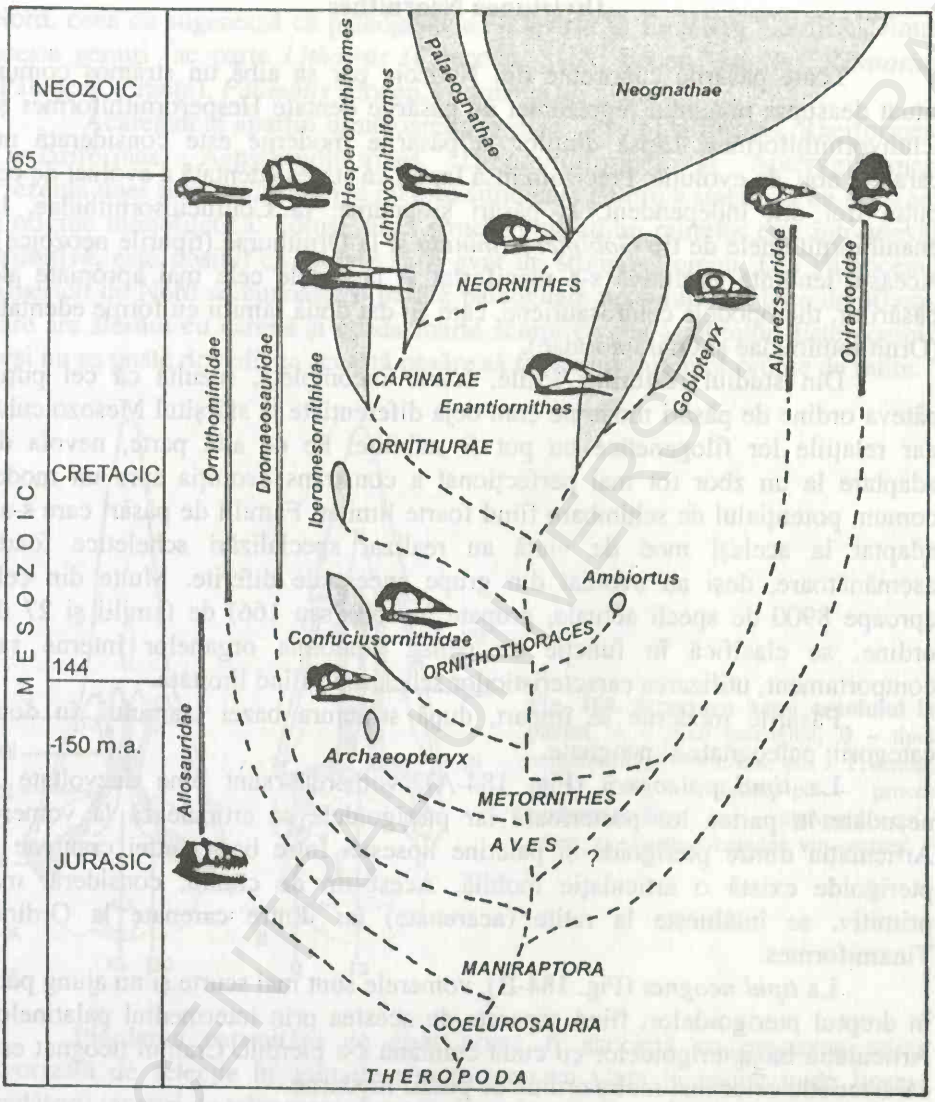


Fig. 183. Originea dinosauriană a păsărilor. ***Archaeopteryx*** **este tipul de bază. Metornithes:** stern carenat, fibula ascuțită și subțire, carpometacarp; **Ornithothoraces:** pigostil, coracoid verticalizat; unele edentate; **Enanthiornithes:** synsacrum cu 8 sau mai multe vertebre; tibiotars și tarsometatars; **Ornithurae:** procesul anterior al pătratului mult ascuțit; mai puțin de 11 vertebre dorsale; proces procoracoid; acetabulum mic; pubis îndreptat înapoi, paralel cu ischionul și ilionul; **Carinatae:** capul proximal al humerusului de formă globuloasă; **Neornithes:** edentate; pătratul articulat la prootic; gastralia absentă; oase pneumatice; humerus cu foramen (bazat pe M. Benton, 2000, Chiappe și colab., 1999).

Diviziunea Neornithes

Toate păsările cunoscute din Neozoic par să aibă un strămoş comun situat deasupra nivelului reprezentat de păsările dentate Hesperornithiformes şi Ichthyornithiformes. Lipsa dinţilor la păsările moderne este considerată un caracter nou, de evoluţie. Precizăm însă faptul că starea edentată a evoluat de cel puţin trei ori, independent, la păsări şi anume: la Confuciusornithidae, la enanthiornithinele de tip *Gobipteryx minuta* şi la Ornithurae (tipurile neozoice). Această tendinţă evolutivă s-a manifestat şi la rudele cele mai apropiate ale păsărilor, theropodele celurosauriene, care au dat două familii cu forme edentate (Ornithomimidae şi Oviraptoridae).

Din studiul resturilor fosile, foarte incomplete, rezultă că cel puţin câteva ordine de păsări moderne erau deja diferenţiate la sfârşitul Mesozoicului dar relaţiile lor filogenetice nu pot fi stabilite. Pe de altă parte, nevoia de adaptare la un zbor tot mai perfecţionat a constrâns evoluţia spre un model comun, potenţialul de schimbare fiind foarte limitat. Familii de păsări care s-au adaptat la acelaşi mod de viaţă au realizat specializări scheletice foarte asemănătoare, deşi au evoluat din grupe ancestrale diferite. Multe din cele aproape 8900 de specii actuale, grupate în 153 (sau 166) de familii şi 27 de ordine, se clasifică în funcţie de penaj, anatomia organelor interne sau comportament, utilizarea caracteristicilor scheletului fiind limitată.

Păsările moderne se împart, după structura bazei craniului, în două categorii: paleognate şi neognate.

La *tipul paleognat* (Fig. 184-A), vomerele sunt bine dezvoltate şi nesudate în partea lor posterioară iar pterigoidele se articulează la vomere. Articulaţia dintre pterigoide şi palatine lipseşte. Între baza cutiei craniene şi pterigoide există o articulaţie mobilă. Acest tip de craniu, considerat mai primitiv, se întâlneşte la ratite (acarenate) iar dintre carenate la Ordinul Tinamiformes.

La *tipul neognat* (Fig. 184-B), vomerele sunt mai scurte şi nu ajung până în dreptul pterigoidelor, fiind separate de acestea prin intermediul palatinelor. Articulaţia bazipterigoidelor cu cutia craniană s-a pierdut. Craniul neognat este caracteristic celor mai multe ordine de păsări moderne.

Supraordinul Paleognatha

Cuprinde păsări alergătoare, nezburătoare, acarenate (ratite) şi un singur ordin de carenate (Tinamiformes), toate având craniu de tip paleognat. Cele mai vechi genuri sunt cunoscute din Paleocenul şi Eocenul Europei şi Americii de

Nord, ceea ce sugerează că paleognatele au apărut în Emisfera Nordică. Dintre aceste genuri fac parte *Lithornis* (Paleocen, SUA; Eocen, Anglia), *Remiornis* (Paleocen, Franța), *Palaeotis* (Eocen, Germania) și altele.

Acarenatele aparțin următoarelor ordine: Struthioniformes, Rheiformes, Casuariformes, Aepyornithiformes, Dinornithiformes și Apterygiformes. Prezența unei structuri primitive nu este suficientă pentru a stabili că un grup are o origine monofiletică. Totuși, dacă structura palatului ratitelor este într-adevăr primitivă, este posibil ca ratitele să fi avut un strămoș comun. Din Paleocenul Americii de Nord se cunoaște o pasăre paleognată nenumită, cu talia de 40 cm, care are sternul cu carenă și coada foarte scurtă ca cea a ratitelor. Este posibil, deși nu se poate dovedi, ca această pasăre să fie strămoșul unor ordine de ratite.

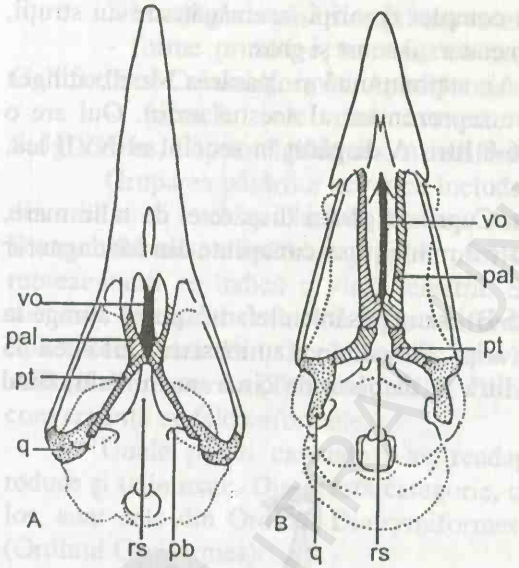


Fig. 184. Structura bazei craniului la păsări. A – tipul paleognat; B – tipul neognat (după Portmann, din J. Piveteau, 1955); pal – palatin; pb – proces bazipterigoidian; pt – pterigoid; q – pătrat; rs – rostru sfenoidal; vo – vomer.

Pierderea capacității de zbor poate fi asociată cu creșterea taliei, favorizată de selecție în anumite situații, sau cu viața în insule unde lipsesc prădătorii terestri de talie mare. Sunt însă unele opinii conform cărora ratitele nu au evoluat dintr-un strămoș carenat, ci s-ar fi desprins din forme terestre primitive, care nu au zburat niciodată.

Ordinul Tinamiformes. Tinamiformele, păsări de mărimea unei găini sau chiar mai mici, sunt singurele paleognate zburătoare. Se cunosc, cel mai devreme, din Pliocenul superior, fosilele lor fiind insuficiente pentru a stabili filogenia lor.

Ordinul Struthioniformes. Struţii sunt cele mai mari păsări actuale, singurele care au numai două degete la picior. Se pare că au origine asiatică. În stare fosilă se cunosc din Miocen (*Struthio*).

Ordinul Rheiformes. Rheiformele (struţii sud-americani) se cunosc numai din Pliocen.

Ordinul Casuariformes. Cazuarii şi emu – struţii din Australia, Noua Guinee şi insulele înconjurătoare –, se cunosc din Pliocenul inferior.

Ordinul Apterygiformes. Pasărea Kiwi, pasăre de păduri mlăştinoase, de mărimea unei găini, este cunoscută în stare fosilă numai din Pleistocen.

Ordinul Dinornithiformes. Cuprinde reprezentanţi cunoscuţi din Cuaternarul Noii Zeelande (unde au trăit cel puţin 13 specii), fiind dispăruţi din fauna actuală. Erau păsări erbivore de talie medie şi mare (de la mărimea unui curcan la peste 3 m înălţime), lipsite complet de aripi, asemănătoare cu struţii, dar, spre deosebire de aceştia, aveau metatarsul scurt şi gros.

Dinornis maximus (Fig. 185-A), supranumită şi „pasărea Moa", atingea înălţimea de 3 m, fiind cel mai mare reprezentant al acestui ordin. Oul are o lungime de 30 cm şi capacitatea de 6-8 litri. A dispărut în secolul al XVII-lea, fiind exterminată de om.

Ordinul Aepyornithiformes. Cuprinde păsări dispărute, de talie mare, de la mărimea unei dropii, până la peste 2 m înălţime, cunoscute din Madagascar (Cuaternar).

Aepyornis maximus (Fig. 185-B), sau „pasărea elefant", putea ajunge la 500 kg greutate. Prezenta vestigii de aripi. Picioarele erau masive. Oul avea 35 cm lungime şi o capacitate de 8-12 litri. A dispărut de circa un mileniu, fiind exterminată de om.

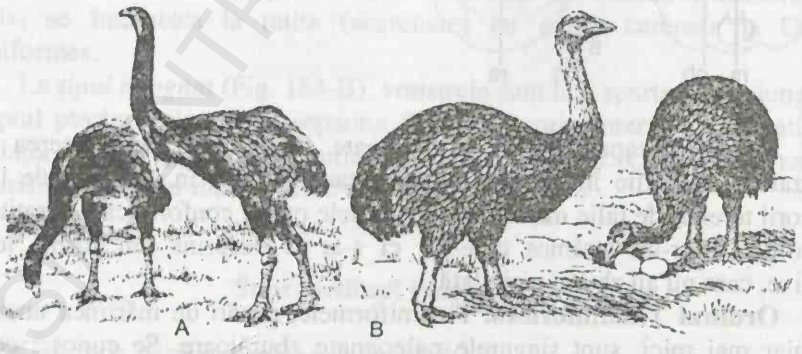


Fig. 185. Paleognatha. Două specii de păsări acarenate cuaternare dispărute în timpuri istorice: A – *Dinornis* din Noua Zeelandă, reconstituire; B – *Aepyornis* din Madagascar, reconstituire (din N. Mészáros şi J. Petrescu, 1976).

Supraordinul Neognatha

Cuprinde cele mai multe păsări moderne, adaptate la o mare varietate de condiţii de viaţă. Din Cretacicul superior se cunosc Charadriiformes şi, fără o confirmare sigură, Procelariiformes, Anseriformes şi Gaviiformes. Majoritatea ordinelor de păsări neognate au evoluat la sfârşitul Eocenului, acum 40-50 milioane de ani. Din Oligocen se cunosc multe familii de păsări actuale. Din Miocenul superior şi mai ales din Pliocen, se întâlnesc reprezentanţi ai multor genuri actuale de păsări.

Păsările neognate ar putea fi împărţite în două mari grupări: cele care trăiesc în mod primar pe/şi deasupra uscatului şi cele care trăiesc, de obicei, în/sau deasupra apei.

Din categoria păsărilor primar terestre fac parte:

- forme primitive terestre, cu ordinele: Cuculiformes, Falconiformes, Galliformes, Columbiformes, Apodiformes şi Psittaciformes;
- formele cele mai avansate la viaţa terestră: Coraciiformes, Strigiformes, Caprimulgiformes, Apodiformes, Piciformes şi Passseriformes.

Gruparea păsărilor acvatice include Ordinul Gruiformes, ca stoc de bază din care ar fi evoluat Charadriiformes, Anseriformes şi Ciconiiformes. Ordinul Diatrymiformes, dispărut, apropiat prin caracteristici de gruiforme, are însă reprezentanţi ce indică o viaţă terestră. Specializarea la viaţa acvatică creşte succesiv în cadrul ordinelor: Pelecaniformes, Gaviiformes, Procelariiformes şi Sphenisciformes. Din Ciconiiformes provin, pe lângă formele semiacvatice, şi vulturii din America (Teratornithidae, Cathartidae) care prezintă un fenomen de convergenţă cu falconiformele.

Unele păsări carenate s-au readaptat la viaţa terestră, având aripile reduse şi talie mare. Din acestă categorie, cele mai reprezentative, prin mărimea lor, sunt cele din Ordinul Diatrymiformes şi cele din Familia Phorusrhacidae (Ordinul Gruiformes):

Diatryma (Fig. 186-A) (Paleocen superior-Eocen mediu), Ordinul Diatrymiformes, era o pasăre prădătoare (sau posibil frugivoră) din America de Nord, de peste 2 m înălţime, cu aripi foarte reduse şi picioare puternice. Craniul este mare şi poartă un cioc de peste 30 cm lungime.

Din Familia Phorusrhacidae (Ordinul Gruiformes) menţionăm genurile:

Phororhacos (= *Phorusrhacos*) (Fig. 186-B) (Miocen inferior-mediu) cuprinde păsări prădătoare gigantice, din America de Sud, care aveau înălţimi de circa 1,50-3,0 m. Aripile erau reduse. Craniul este mare; ciocul este enorm, de 50 cm lungime, cu vârful superior curbat ca la vulturi; femurul are lungimea de 75 cm.

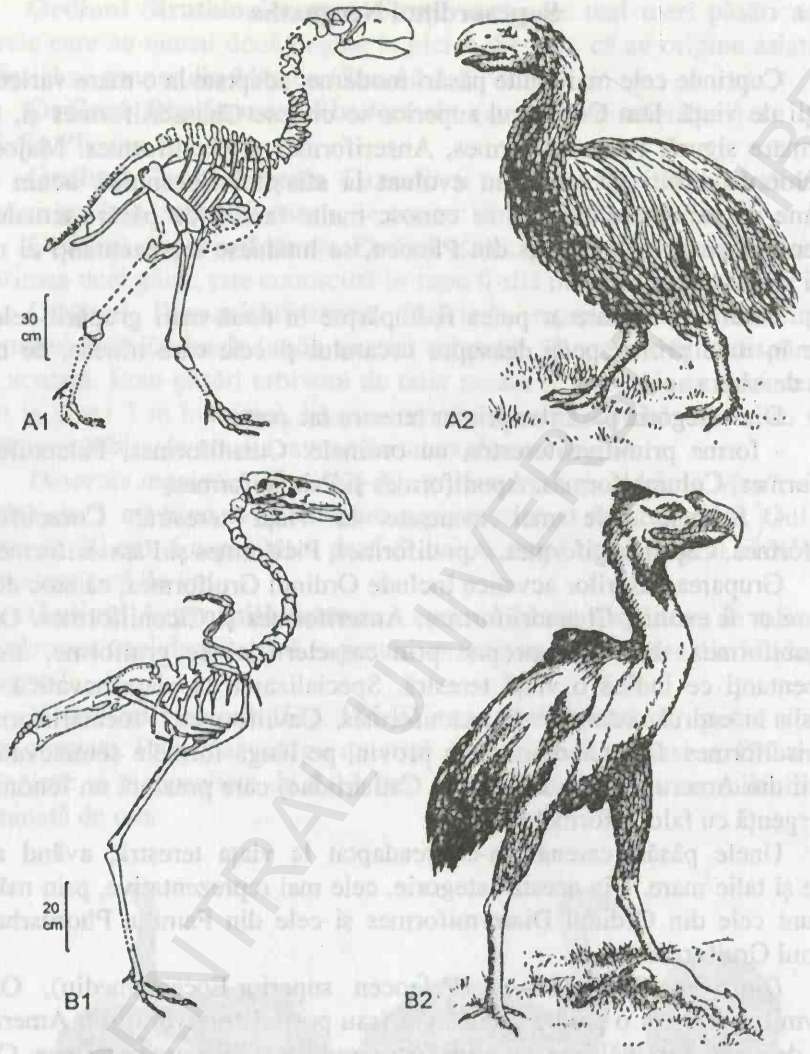


Fig. 186. Neognatha. Scheletul şi reconstituirea corpului la două păsări carenate terestre de talie mare. A – *Diatryma*, Paleocen superior-Eocen mediu, America de Nord: A1 – scheletul; A2 – reconstituirea corpului; B – *Phororhacos*, Miocen inferior-mediu, America de Sud; B1 – scheletul ; B2 – reconstituirea corpului (A1 după Matthew şi Granger, din J. Piveteau, 1958; B1 după Andrews, 1901, din R. Carroll, 1988; A2 şi B2 din N. Mészáros şi J. Petrescu, 1976).

În Pliocenul superior, o dată cu refacerea punţii continentale dintre cele două Americi, urmaşii genurilor sud-americane de phorusracide gigantice, de 1,50 m înălţime (*Andalgalornis, Onactornis*), trec în America de Nord unde

apare genul *Titanis*. Acestea erau păsări uriaşe, de 2 m înălţime, la care aripile nu se pliau în repaus, funcţionând ca nişte braţe pentru reţinerea prăzii, amintind de dinosauri.

Carenatele trecutului au produs şi forme gigantice, asemănătoare vulturilor de astăzi. *Argentavis magnificens* (Familia Teratornithidae), din Miocenul superior al Argentinei, este cea mai mare pasăre zburătoare cunoscută. Corpul, de circa 2 m lungime, avea aspectul condorului, dar o anvergură a aripilor de 8 m şi o greutate estimată la 80 kg.

Carenate cu specializări extreme sunt păsările colibri (Ordinul Apodiformes) şi pinguinii (Ordinul Sphenisciformes).

Păsările colibri, adaptate la regimul nectarivor, sunt cele mai mici păsări, ajungând la talia unui bondar; ele au realizat o convergenţă evolutivă cu insectele în ceea ce priveşte mărimea corpului, modul de hrănire şi zborul (pot zbura pe loc şi înapoi ca fluturele *Macroglossum stellatarum* din Familia Sphingidae).

Pinguinii sunt unele dintre cele mai specializate păsări, prin pierderea capacităţii de zbor şi dezvoltarea unei locomoţii subacvatice. Ei diferă de toate ratitele şi alte păsări terestre nezburătoare, prin păstrarea unei carene sternale mari şi a muşchilor de zbor puternic dezvoltaţi. Pinguinii păstrează structura şi funcţiile de bază ale păsărilor zburătoare pentru că ei „zboară" sub apă. În Terţiar, pinguinii au fost mult mai numeroşi decât în prezent, unii fiind de talie foarte mare. Astfel, din Oligocen şi Miocenul inferior este cunoscut un pinguin de 1,50 m înălţime. Dispariţia pinguinilor de talie mare a fost pusă pe seama răspândirii, în Miocen, a pinipedelor şi a cetaceelor de talie mică.

Păsările neognate ar putea avea un strămoş comun la sfârşitul Mesozoicului.

Clasa MAMMALIA

Mamiferele sunt tetrapode homeoterme care au cu corpul acoperit cu păr; ele sunt, în general, vivipare şi îşi hrănesc puii cu laptele produs de glandele mamare (glande specifice mamiferelor).

Primele mamifere, cunoscute de la sfârşitul Triasicului (Rhetian), se deosebesc de therapsidele avansate prin talia corpului mai mică, cavitatea cerebrală relativ mai mare, natura dentiţiei şi modul de articulare a fălcii inferioare la craniu.

Creierul cunoaşte o dezvoltare mult mai mare la mamifere comparativ cu restul vertebratelor, şi, în special, scoarţa cerebrală (*neopallium*). Corelativ cu dezvoltarea sistemului nervos, organele de simţ sunt foarte elaborate iar

comportamentul instinctual devine mult mai complex, fiind substituit, în măsuri diferite, de acţiuni voluntare inteligente.

Tegumentul mamiferelor produce diferite formaţiuni cornoase: păr, gheare, copite, coarne, solzi (mai rar) şi formaţiuni glandulare: glande sebacee, sudoripare şi glande mamare.

Scheletul. *Craniul* este derivat din tipul sinapsid şi se deosebeşte de craniul therapsidelor evoluate prin mai multe transformări esenţiale:

- reducerea numărului de oase (endocondrale şi dermice) şi fuzionarea lor în complexe osoase (occipital, temporal, frontal, parietal, sfenoid, etmoid);

- creşterea foarte mare a capacităţii cutiei craniene, corelativ cu dezvoltarea encefalului. Acest lucru s-a realizat pe mai multe căi: absenţa septului interorbitar care permite encefalului să se extindă anterior până în regiunea etmoido-nazală; creşterea alometrică pozitivă a unor oase, mai ales ale dermatocraniului (frontalele şi parietalele se extind pe părţile laterale ale craniului iar scvamosalele sunt cuprinse în complexul temporal); captarea cavităţii epipterice la craniu, situată la reptile între pereţii craniului primordial şi regiunea palatopătratului. Acest lucru s-a realizat prin ataşarea epipterigoidelor la cutia craniană (devenind acum alisfenoide), peretele craniului primordial, ce era marcat de duramater (membrană) şi pleurosfenoide, dispărând (Fig. 187).

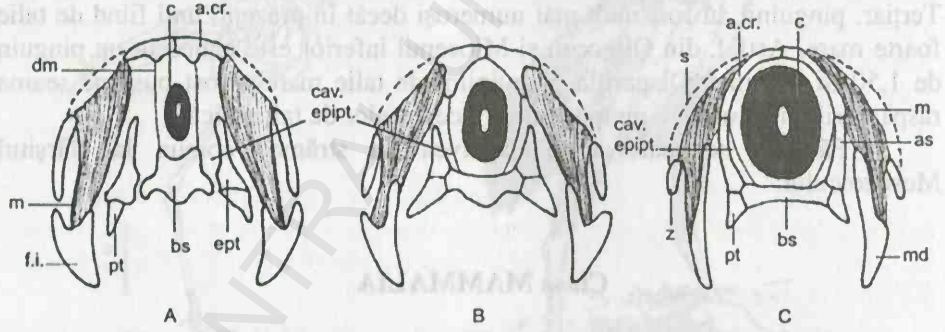


Fig. 187. Mărirea cavităţii craniene la craniul mamalian prin captarea cavităţii epipterice (bazat pe A. S. Romer, din P. Grassé, 1965). Secţiune transversală schematică prin craniul şi falca inferioară la un pelicosaur (A), therapsid (B) şi un mamifer (C); a.cr. – acoperişul dermic al craniului; as – alisfenoid; bs – bazisfenoid (continuat lateral de pleurosfenoide); c – creier ; cav. epipt. – cavitate epipterică; dm – duramater; ept – epipterigoid; f.i. – falca inferioară; m – musculatura masticatoare; md – mandibula; pt – pterigoid; s – conturul peretelui cranian primitiv; z – arcada zigomatică.

- fereastra temporală se lărgeşte şi se deschide superior, fiind exteriorizată prin formarea unui nou perete al cutiei craniene de către oasele bolţii (frontal, parietale) şi alisfenoide. Ea este ocupată de musculatura

masticatoare a fălcii inferioare şi este mărginită superior de o bandă îngustă a bolţii iar inferior de *arcada zigomatică* (alcătuită din jugal şi un proces al scvamosalului). Ferestrele temporale comunică în mod primitiv cu orbitele. În mod secundar, se poate forma un arc posterior cu participarea a diferite oase: jugal şi frontal (artiodactile), jugal şi scvamosal (perissodactile) sau frontal, jugal şi alisfenoid (la primate, cu excepţia lemurienilor).

- formarea unei *bolţi palatine secundare* pe seama oaselor premaxilare, maxilare şi palatine. Pterigoidele, foarte reduse, nu iau parte la formarea ei iar coanele secundare definitive sunt împinse posterior (faţă de coanele secundare mărginite de oase) prin formarea unui palat membranos (*palatul moale*). În spatele palatului secundar, baza craniului este vizibilă, fiind formată de bazioccipital şi bazisfenoid, ce susţine alisfenoidele. Anterior, în fanta delimitată de palatine şi pterigoide, se găseşte un *vomer impar* ce separă fosele nazale (completat de un sept cartilaginos). Fiecare fosă este ocupată de trei oase, noi din punct de vedere funcţional, numite *turbinalii* (cornete nazale), care sunt ataşate în mod diferenţiat în funcţie de grup, la etmoid, nazale, maxilare şi frontale.

La om, cornetul superior şi cel mijlociu provin din etmoid iar cornetul inferior, structură nouă, se ataşează la oasele maxilare.

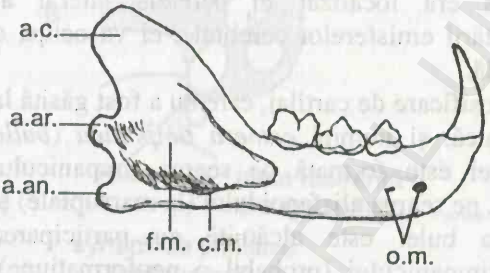


Fig. 188. Mandibula la un mamifer (carnivor) (după J. Piveteau, în P. Grassé, 1965). c. m. şi f. m. – creasta de inserţie şi fosa muşchiului maseter; o. m. – orificii mentoniere; a. an. – apofiză angulară; a. ar. – apofiză articulară; a.c. – apofiză coronoidă.

- jumătatea anterioară a bazei craniului, care este ascunsă de palatul secundar, este de două tipuri: la primul, considerat a fi primitiv, peretele anterior al cavităţii cerebrale (*lama ciuruită*) este format de un *presfenoid* ce trimite în cavitatea nazală o lamă sagitală ce participă la formarea septului nazal (la monotreme, marsupiale, artiodactile, perissodactile etc.); la al doilea, înaintea unui presfenoid mai scurt, există un *mezetmoid* ce formează lama ciuruită şi sagitală (la insectivore, carnivore, primate, hyracoidee etc.).

- falca inferioară este alcătuită dintr-un singur os – *dentarul*. Acesta dezvoltă o *apofiză coronoidă*, înaltă şi situat superior, de care se prinde muşchiul temporal, şi o *apofiză articulară* prevăzută cu un condil (posterior). Sub aceasta din urmă, adesea se dezvoltă o *apofiză angulară* de care se prinde o parte a muşchiului maseter (Fig. 188). Condilul apofizei articulare ataşează falca

inferioară direct la neurocraniu (la scvamosal), realizând o *articulaţie dentaro-scvamosală* (*temporo-mandibulară*);

- oasele postdentare sunt încorporate în structura urechii medii, devenind oase ale aparatului auditiv: inelul timpanic (fostul angular), ciocanul (fostul articular), nicovala (fostul pătrat). Scărița provine din stapesul reptilian (columela, fostul hiomandibular de la peşti) (Fig. 189). Articulaţia primară dintre articular şi pătrat se păstrează dar în cadrul unei noi funcţii, cea de transmitere a vibraţiilor sonore. Migraţia micilor oase postdentare din constituţia fălcii inferioare în ureche este pusă pe seama dezvoltării creierului şi a cutiei craniene la mamifere, care a dislocat osiculele din poziţia lor primară şi le-a împins în spate, sub cutia craniană.

- urechea internă, ca şi cea medie, este cuprinsă în *complexul osos al temporalului*, fiind mai bine protejată. Acest complex osos constă în trei componente: pietroasă, timpanică şi scvamosală. Prima componentă se formează pe seama prooticului şi a opistoticului ce formează, prin fuziune, la mamifere *osul pietros* (stânca temporalului) care cuprinde urechea internă (capsula otică osificată) şi apofiza mastoidă (această apofiză este evidentă mai mult la primate, mai ales la om, unde are valoarea unui caracter sexual secundar, fiind mai dezvoltată la bărbat). Capsula otică osificată se prezintă ca os separat la unele mamifere. La început osul pietros era localizat în peretele lateral al neurocraniului dar, pe măsura dezvoltării emisferelor cerebrale, el va ocupa o poziţie ventro-laterală sau chiar ventrală.

Componenta timpanică este o osificare de cartilaj, care nu a fost găsită la reptile, ce înveleşte cavitatea timpanică, şi numită *camera timpanică* (*bulla tympanica*). Partea anterioară a bulei este formată pe seama timpanicului (angularul reptilian) şi, în unele cazuri, pe seama alisfenoidului (la marsupiale) şi scvamosalului. Partea posterioară a bulei este alcătuită cu participarea perioticului, bazisfenoidului şi endotimpanicului (probabil o neoformaţiune). Bula timpanică este foarte dezvoltată la unele mamifere, cum ar fi, de exemplu, carnivorele.

Conductul auditiv extern se întinde de la exteriorul craniului până la membrana timpanică. El este constituit din două părţi distincte, una internă, osoasă, săpată în temporal, şi alta externă, fibrocartilaginoasă. Se consideră că partea osoasă a conductului auditiv extern derivă din osul timpanic (angularul reptilian). Scvamosalul reptilian va da, la mamifere, scvama temporalului.

Cohlea (melcul osos), care conţine labirintul membranos cu organul lui Corti, este răsucită la mamifere în timp ce la cynodonte este scurtă, nerăsucită (la mamiferele monotreme ea este răsucită pe jumătate).

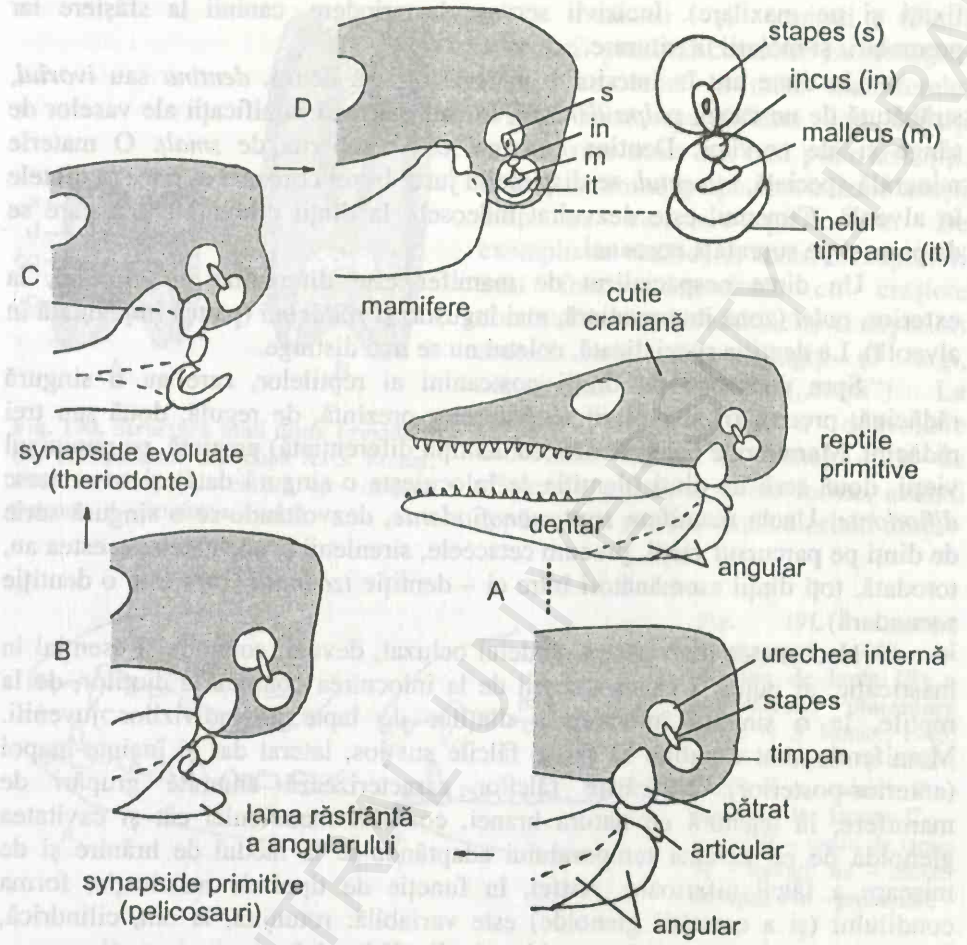


Fig. 189. Evoluţia oaselor din urechea medie de la mamifere (A-D). La mamifere, oasele de transmisie sonoră din urechea medie provin din oase ale fălcii inferioare de la reptile: nicovala (*incus*) din pătrat; ciocanul (*malleus*) din articular; inelul timpanic (it) din angular; scărița (*stapes*) provine din hiomandibularul de la peşti (săgeţile indică sensul transformărilor).

- craniul se articulează la coloana vertebrală prin intermediul a doi condili occipitali. Aceşti condili aparţin occipitalelor laterale din alcătuirea craniului la primele tetrapode.

Dentiţia este diferenţiată morfologic şi funcţional în incisivi, canini, premolari şi molari, în legătură cu procesul de masticaţie a hranei. În general, incisivii sunt fixaţi pe premaxilare iar caninii, premolarii şi molarii pe maxilare (la cynodonte şi la mamiferele primitive precum *Morganucodon*, există incisivi

fixați și pe maxilare). Incisivii servesc la prindere, caninii la sfâșiere iar premolarii și molarii la triturare.

Un dinte are în interior o materie osoasă densă, *dentina* sau *ivoriul,* străbătută de un canal, *pulpa dentară,* în care pătrund ramificații ale vaselor de sânge și ale nervilor. Dentina coroanei este acoperită de *smalț.* O materie minerală specială, *cimentul,* se dispune în jurul bazei coroanei și fixează dintele în alveolă. Cimentul este dezvoltat îndeosebi la dinții erbivorelor, la care se dispune și pe suprafața coroanei.

Un dinte nespecializat de mamifer este diferențiat în *coroană,* la exterior, *colet* (zona intermediară, mai îngustă) și *rădăcină* (partea implântată în alveolă). La dentiția specializată, coletul nu se mai distinge.

Spre deosebire de dinții postcanini ai reptilelor, care au o singură rădăcină, premolarii și molarii mamiferelor prezintă, de regulă, două sau trei rădăcini. Mamiferele heterodonte (cu dentiția diferențiată) prezintă, pe parcursul vieții, două serii de dinți (dentiția se înlocuiește o singură dată) și se numesc *difiodonte.* Unele mamifere sunt *monofiodonte,* dezvoltându-se o singură serie de dinți pe parcursul vieții, precum cetaceele, sirenienii și edentatele; acestea au, totodată, toți dinții asemănători între ei – dentiție *izodontă* (care este o dentiție secundară).

Necesitatea de a păstra modelul ocluzal, devenit complex și esențial în masticație, ar putea fi cauza trecerii de la înlocuirea continuă a dinților, de la reptile, la o singură înlocuire a dinților de lapte ai indivizilor juvenili. Mamiferele sunt capabile să miște fălcile sus-jos, lateral dar și înainte-înapoi (anterior-posterior). Mișcările fălcilor caracterizează anumite grupări de mamifere, în legătură cu natura hranei, condilul mandibulei cât și cavitatea glenoidă de pe scvama temporalului adaptându-se la modul de hrănire și de mișcare a fălcii inferioare. Astfel, în funcție de tipul de masticație, forma condilului (și a cavității glenoide) este variabilă: rotunjită, la om, cilindrică, dispusă transversal, la carnivore, și longitudinală la rozătoare.

După înălțimea lor, dinții mamiferelor sunt de două tipuri (Fig. 190):

- tipul *brevidont,* la care coroana este acoperită de smalț și rădăcina de ciment;

- tipul *hipsodont,* la care coroana este înaltă iar cimentul avansează de pe suprafața rădăcinii pe coroană.

Numărul dinților constituie un caracter de diagnoză a mamiferelor. Acest număr este reprezentat sub forma unei *formule dentare,* în care este cuprins, sub formă de fracție, numărul dinților pe categorii din cadrul unei serii continue pe o singură falcă (nepereche). De exemplu, placentarele primitive care au 44 de dinți au formula dentară: 3/3 I, 1/1 C, 4/4 Pm, 3/3 M, unde I – incisivi, C – canini, Pm – premolari, M – molari (Fig. 191).

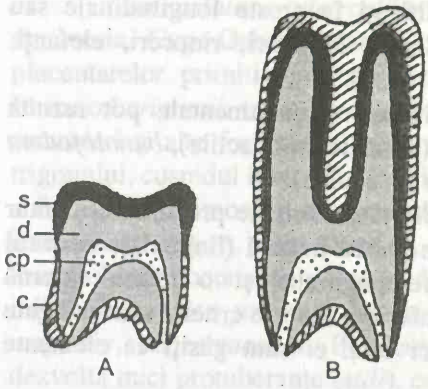


Fig. 190. Structura unui dinte brevidont (A) şi hipsodont (B) (după A. S. Romer, 1965, modificat); c – ciment; cp – cavitate pulpară; d – dentină; s – smalţ.

Incisivii şi caninii (dinţii anteriori) prezintă caractere morfologice relativ constante la toate mamiferele, primii fiind spatuliformi iar ceilalţi conici, mai mult sau mai puţin ascuţiţi, doar la anumite grupe specializate aceşti dinţi au caractere particulare. De exemplu la rozătoare, incisivii superiori sunt foarte dezvoltaţi, cu creştere continuă iar la elefanţi incisivii superiori externi sunt mult alungiţi şi largi, constituind defensele („colţii"). La carnivore, caninii au o dezvoltare deosebită, legată de funcţia lor de sfâşiere a prăzii, la unele forme, caninii depăşind cu mult nivelul celorlalţi dinţi.

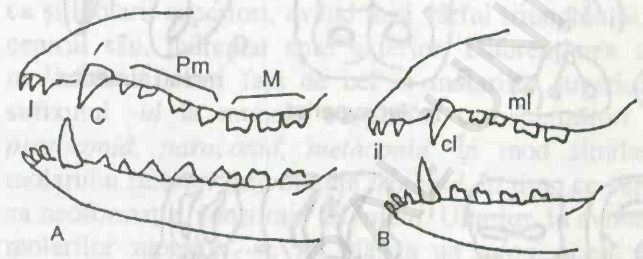


Fig. 191. Dentiţia permanentă (A) şi dentiţia de lapte (B) a mamiferelor placentare (după A. S. Romer, 1965, din E. Hanganu şi colab., 1983). I – incisivi; il – incisivi de lapte; C – canin; cl – canin de lapte; M – molari; ml – molari de lapte; Pm – premolari.

Premolarii şi molarii (dinţii posteriori, numiţi şi dinţi jugali) sunt multicuspizi (coroana cu mai mulţi tuberculi), cuspizii dinţilor superiori şi inferiori corespunzători, închizându-se prin suprapunere, reciproc (ocluziunea dinţilor). Există patru tipuri fundamentale de dispoziţie a tuberculilor pe suprafaţa ocluzală (de masticaţie) a premolarilor şi molarilor, în funcţie de regimul de hrană (Fig. 192):

- tipul *bunodont*, cu tuberculi largi, rotunjiţi sau uşor ascuţiţi, caracteristic omnivorelor (primate, suide);
- tipul *secodont*, cu tuberculi conici, ascuţiţi, tăioşi, prezent la carnivore;
- tipul *selenodont*, cu tuberculi semilunari, caracterizează rumegătoarele;

- tipul *lofodont*, cu tuberculii modificaţi în creste longitudinale sau transversale, drepte sau ondulate; se întâlneşte la tapiri, rinoceri, elefanţi, rozătoare.

Prin combinarea acestor tipuri morfologice funtamentale pot rezulta tipuri de dentiţie complexe: *bunoselenodont* (la unele artiodactile), *bunolofodont* (la unele perisodactile) şi *bunolofoselenodont* (la ecvide).

În general, dinţii postcanini ai mamiferelor evoluate prezintă un contur pătratic şi un grad de tocire mai avansat pe partea internă (linguală), în cazul dinţilor superiori, respectiv un contur dreptunghiular şi o tocire externă (vestibulară sau labială) în cazul molarilor inferiori. Aceste criterii sunt utilizate pentru stabilirea provenienţei dinţilor atunci când ei sunt găsiţi ca elemente izolate.

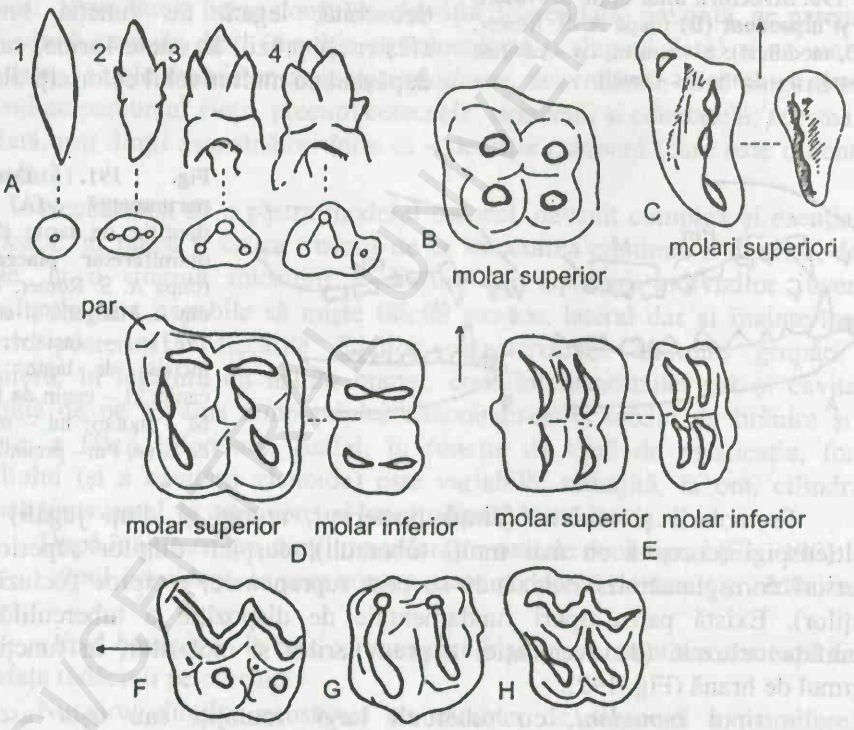


Fig. 192. Dentiţia la mamifere. A – forma dinţilor: 1 – protodont; 2 – triconodont; 3 – tritubercular; 4 – tritubercular cu talon; B-H – tipuri de molari (B – bunodont; C – secodont; D – lofodont; E – selonodont; F – buno-selenodont; G – buno-lofodont; H – lofo-selenodont); săgeţile indică partea anterioară a fălcii (după L. Moret, 1940).

Nomenclatura tuberculilor dentari şi originea lor (Fig. 193). Conform cu teoria Cope-Osborn (sau a trituberculiei), molarii marsupialelor şi ai placentarelor primitive au pe suprafaţa ocluzală de formă triunghiulară, ce formează *trigonul,* trei cuspizi principali, cărora li s-au adăugat ulterior cuspizi secundari şi alte formaţiuni dentare. Aceşti trei cuspizi sunt situaţi în vârfurile trigonului, cuspidul intern al molarilor superiori fiind numit *protocon* (considerat a fi cuspidul primordial moştenit de la reptilele therapside). Ceilalţi doi cuspizi sunt plasaţi extern, unul anterior, *paracon,* şi altul posterior, *metacon.* De la marginile protoconului pornesc două creste divergente, fiecare având, spre mijlocul ei, câte un mic denticul: un *paraconúl* (numit şi *protoconúl*) şi, respectiv, un *metaconúl.* Pe marginea externă a molarilor superiori se pot dezvolta mici protuberanţe (*stili*), ce se prelungesc în lungul coroanei dentare. În funcţie de poziţia ocupată faţă de paracon şi metacon, stilii poartă denumirea de *parastil* (în dreptul paraconului), *metastil* (în dreptul metaconului) şi *mezostil* (intermediar).

Molarii inferiori au un aspect mai complex, fiind constituiţi dintr-o parte anterioară triunghiulară, mai înaltă, şi o parte posterioară, în general, mai scundă. Porţiunea triunghiulară a molarilor inferiori cuprinde aceleaşi elemente ca şi molarii superiori, având însă vârful triunghiului, cu cuspidul primordial în centrul său, îndreptat spre exterior. Diferenţierea terminologică a cuspizilor molarilor inferiori faţă de cei ai molarilor superiori se face prin adăugarea sufixului *-id* la numele cuspizilor corespunzători de pe molarii superiori: *protoconid, paraconid, metaconid.* În mod similar, porţiunea anterioară a molarului inferior este numită *trigonid,* în timp ce suprafaţa posterioară, apărută ca neoformaţie, constituie *talonidul.* Ulterior, în evoluţia trigonului primordial al molarilor superiori, se va adăuga un *talon,* aceşti molari căpătând astfel un contur cvadrangular, mai mult sau mai puţin regulat. Pe suprafaţa talonidului sunt dispuşi trei denticuli: *hipoconidul,* pe marginea externă, *entoconidul,* pe cea internă, şi *hipoconulidul,* situat intermediar, pe marginea posterioară.

Acest tip primitiv de molar pluricuspid la care, în timpul masticaţiei, *protoconul* vine în contact cu suprafaţa *talonidului,* a fost denumit tuberculo-sectorial sau *tribosfenic.* La molarii tribosfenici fiecare cuspid pătrunde într-o suprafaţă adâncită de pe molarul opus, permiţând măcinarea hranei (gr. *tribo* – a freca; *sphen* – unghi, colţ) (Fig. 199).

Etapa cu trei cuspizi dispuşi în serie este ilustrată atât de cynodonte, dintre therapside, cât şi de mamiferele primitive din Ordinul Triconodonta. Trecerea de la aşezarea seriată a celor trei cuspizi, la dispoziţia în triunghi, conform acestei teorii, s-a realizat prin rotirea celor doi cuspizi laterali spre marginea externă, pe maxilarul superior şi, respectiv, spre cea internă pe mandibulă, formându-se astfel trigonul şi respectiv trigonidul. Următorul stadiu

B.C.U. „M. EMINESCU" IAŞI

evolutiv constă în adăugarea la suprafața trigonidului a talonidului (inițial purtând un singur denticul). Aceste două stadii sunt ilustrate de reprezentanții ordinelor Symmetrodonta și Pantotheria.

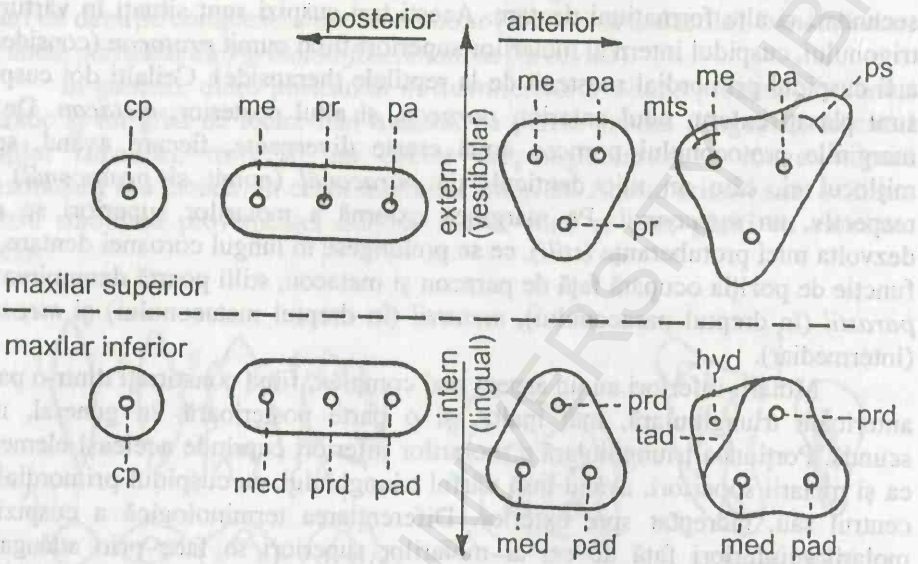


Fig. 193. Reprezentare schematică a teoriei Cope-Osborn asupra originii modelului politubercular al molarilor mamiferelor theriene (după Olson, 1971, din E. Hanganu și colab., 1983); cp – cuspid primordial; ent – entoconid; hyd – hipoconid; hyl – hipoconulid; me – metacon; med – metaconid; met – metaconúl; mts – metastil; pa – paracon; par – paraconúl; pr – protocon; prd – protoconid; ps – parastil; tad – talonid.

Teoria Cope-Osborn reprezintă o primă încercare de explicare a dezvoltării în filogeneză a molarilor pluricuspizi tribosfenici, pornind de la dinții monotuberculați ai reptilelor – teorie care prezintă astăzi doar valoare istorică. În prezent este cunoscut că molarii plurituberculați au apărut independent în cadrul unor linii evolutive ale mamiferelor primitive neînrudite direct (Dryolestidae, a căror apartenență la trituberculate, împreună cu Symmetrodonta, este nesigură), iar unele dintre primele mamifere (Docodonta, Multituberculata) prezintă modele morfologice mult mai complexe decât cele ale triconodontelor sau simetrodontelor. Deoarece nu s-a reușit introducerea unei alte terminologii dentare, mai adecvată concepțiilor filogenetice moderne, majoritatea specialiștilor preferă acest sistem nomenclatorial.

Scheletul postcranian. O deosebire osteologică fundamentală între mamifere și reptile, în general, o constituie prezența la mamifere a două părți

distincte în cadrul oaselor lungi: *epifiza*, care cuprinde capetele de articulare şi principalele regiuni de inserţie musculară, şi *diafiza*, corpul osului situat între cele două epifize (un fenomen asemănător apare, independent, la lepidosauri, pg. 230). În stadiul tânăr, cele două părţi sunt separate prin porţiuni de cartilaj care permit creşterea în lungime a osului, epifizele sudându-se diafizei la încheierea stadiului de creştere a animalului.

Coloana vertebrală. Este formată dintr-un număr mic de vertebre (25-30) şi diferenţiată în cinci regiuni: cervicală, dorsală, lombară, sacrală şi codală. Vertebrele cervicale, în număr de 7 aproape la toate mamiferele, sunt lipsite de coaste. Primele vertebre cevicale, *atlas* şi *axis*, sunt puternic diferenţiate în legătură cu articularea craniului prin cei doi condili occipitali. Vertebrele dorsale prezintă pe părţile lor laterale suprafeţe de articulare pentru coaste iar apofizele lor neurale sunt de obicei cele mai alungite. Vertebrele lombare sunt lipsite de coaste, în schimb au pe laturi apofize transverse dezvoltate. În regiunea sacrală, vertebrele sunt fuzionate într-un os sacral de care se prinde ilionul centurii pelviene. Vertebrele codale sunt mai puţin numeroase decât la reptile, cu apofize ce diminuează treptat spre extremitatea posterioară a cozii.

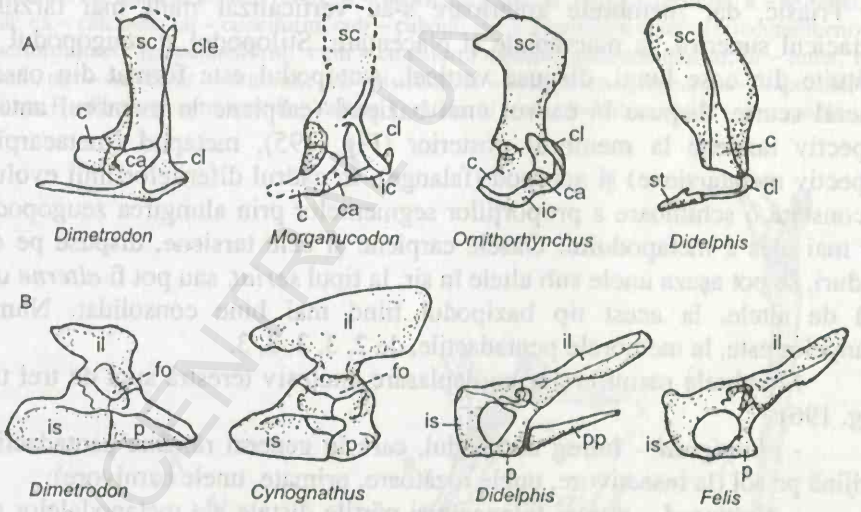


Fig. 194. Centurile la reptilele sinapside şi la mamifere. A – centura pectorală: *Dimetrodon* – sinapsid primitiv din Permian; *Morganocodon* – mamifer primitiv din Triasicul superior; *Ornithorhynchus* – prototherian; *Didelphis* – marsupial; c – coracoid; ca – coracoid anterior; cl – claviculă; cle – cleithru; ic - interclavicular; sc - scapular; st – stern. B – centura pelviană: *Cynognathus* – sinapsid evoluat din Triasic; *Felis* – eutherian; fo – foramen obturator; il – ilion; is – ischion; p – pubis; pp – prepubis (os marsupial) (după A. S. Romer şi Parsons, din K. V. Kardong, 1998).

Centurile. Sunt formate din piese solide ce conferă o rezistență sporită articulațiilor membrelor. Mamiferele primitive (prototherienii) prezintă o centură scapulară cu pronunțate caractere reptiliene, prin prezența osului scapular foarte dezvoltat, a coracoidelor și epicoracoidelor articulate pe linia mediană și apoi la stern, și a claviculelor, de asemenea puternice și articulate la stern. Centura scapulară (Fig. 194-A) la majoritatea mamiferelor (placentare) este formată, în cea mai mare parte, din *omoplat* (*scapular)* și *claviculă*; interclavicularul a dispărut iar din cele două coracoide reptiliene persistă doar coracoidului posterior (adevăratul coracoid) sudat la scapular ca o apofiză a acestuia (cu excepția monotremelor care au coracoidele independente). Claviculele lipsesc la ungulate, cetacee și carnivore.

Centura pelviană (Fig. 194-B) este formată din ilion, ischion și pubis, dispuse în jurul cavității acetabulare în care se inserează capul femurului. La adulți, cele trei oase sunt strâns unite formând *coxalul.* Dubla simfiză ischio-pubiană se păstrează numai la monotreme, marsupiale, unele ungulate, rozătoare, insectivore și carnivore; primatele prezintă numai simfiză pubiană.

Membrele. Membrele mamiferelor au o postură erectă. Membrele posterioare au dobândit postura erectă începând încă cu cynodontele evoluate din Triasic, dar membrele anterioare s-au verticalizat mult mai târziu, în Cretacicul superior, la marsupiale și placentare. Stilopodul și zeugopodul sunt alcătuite din oase lungi, dispuse vertical. Autopodul este format din oase, în general scurte, dispuse în cadrul unui bazipod (carpiene la membrul anterior, respectiv tarsiene la membrul posterior (Fig. 195), metapod (metacarpiene, respectiv metatarsiene) și acropod (falange). În cadrul diferitelor linii evolutive se constată o schimbare a proporțiilor segmentelor prin alungirea zeugopodului dar mai ales a metapodului. Oasele carpiene și cele tarsiene, dispuse pe două rânduri, se pot așeza unele sub altele în șir, la tipul *seriat,* sau pot fi *alterne* unele față de altele, la acest tip bazipodul fiind mai bine consolidat. Numărul falangelor este, la membrele pentadactile, de 2, 3, 3, 3, 3.

Membrele mamiferelor cu deplasare exclusiv terestră sunt de trei tipuri (Fig. 196):

- *plantigrad* – întreg autopodul, care în general rămâne pentadactil, se sprijină pe sol (la insectivore, unele rozătoare, primate, unele carnivore);
- *digitigrad* – numai falangele și părțile distale ale metapodalelor ating solul; matapodalele se alungesc iar degetele se scurtează și prezintă tendința de reducere numerică; acest tip se întâlnește la cele mai multe carnivore;
- *unguligrad* – numai vârful falangelor distale, învelite în copite, se află pe sol (la copitate).

Membrele mamiferelor pot prezenta specializări legate de adaptări secundare la fugă, salt, cățărat, săpat, înot, zbor, locomoție bipedă.

Primele mamifere se cunosc de la sfârşitul Triasicului. În Jurasic şi Cretacic, mamiferele se diversifică, dar ele reprezintă o categorie minoră a tetrapodelor ca număr, mărime şi importanţă ecologică. Începând cu Neozoicul, ele iau o mare dezvoltare iar în Neogen ating apogeul. Pentru acest motiv, Era Neozoică este supranumită „era mamiferelor".

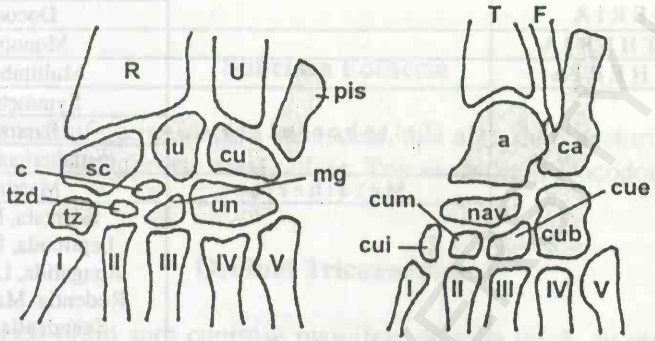


Fig. 195. Reprezentare schematică a structurii bazipodului mamiferelor (după A. S. Romer, 1965, din E. Hanganu şi colab., 1983). A – oasele carpiene; B – oasele tarsiene; a – astragal; c – central; ca – calcaneu; cu – cuneiform; cub – cuboid; cue – cuneiform extern (ectocuneiform); cui – cuneiform intern (entocuneiform); cum – cuneiform median (mesoconeiform); lu – lunar; mg – magnum; nav – navicular (= scafoid); pis – pisiform; sc – scafoid; tz – trapez; tzd – trapezoid; un – unciform; F – fibula (= peroneu); R – radius; T – tibia; U – ulna (= cubitus); I-V – metapodii.

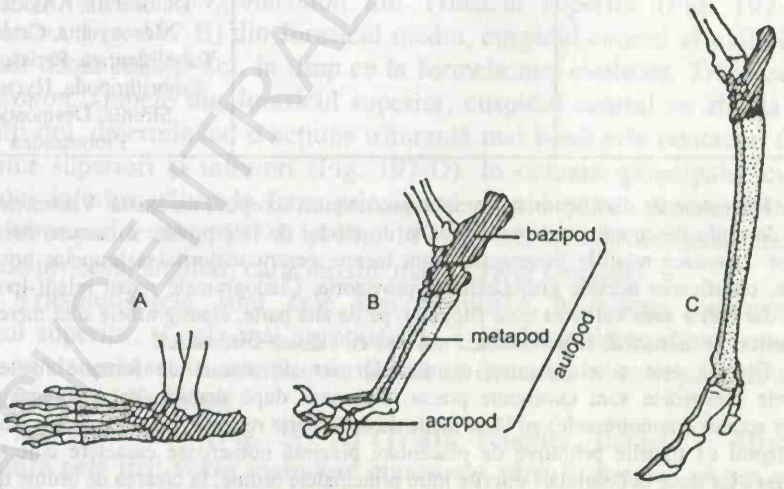


Fig. 196. Membre de tip plantigrad (A), digitigrad (B) şi unguligrad (C) (după G. Kent, 1969, din E. Hanganu şi colab., 1983).

Clasificarea mamiferelor. Clasa Mammalia cuprinde patru subclase: Eotheria, Prototheria, Allotheria şi Theria) (Tab. 9).

Tabelul 9. Clasificarea mamiferelor prezentate în text (Clasa Mammalia)

Subclasa	Infraclasa	Ordinul
EOTHERIA		Triconodonta
		Docodonta
PROTOTHERIA		Monotremata
ALLOTHERIA		Multituberculata
THERIA	Trituberculata	Symmetrodonta
		Pantotheria
		metatherieni-eutherieni
	Metatheria	Marsupialia
	Eutheria	Edentata, Pholidota, Leptictida, Insectivora, Anagalida, Lagomorpha, Rodentia, Macroscelidea, Scandentia, Primates, Dermoptera, Chiroptera, Apatotheria, Pantolesta, Taeniodonta, Creodonta, Fissipedia, Pinnipedia, Condylarthra, Notoungulata, Litopterna, Xenungulata, Pyrotheria, Astrapotheria, Tillodonta, Pantodonta, Dinocerata, Artiodactyla, Mesonychia, Cetacea, Tubulidentata, Perissodactyla, Embrithopoda, Hyracoidea, Sirenia, Desmostylia, Proboscidea

Un sistem de clasificare al mamiferelor, unanim acceptat, nu există. Variantele propuse ţin cont de noile descoperiri paleontologice şi de modul de interpretare a caracterelor fosilelor cunoscute. Deoarece relaţiile filogenetice sunt incerte pentru majoritatea grupelor primitive de mamifere, clasificarea acestor grupe rămâne provizorie. Cladogramele redau relaţii ipotetice de înrudire, dar fără a avea valoarea unor filogenii; pe de altă parte, cladogramele sunt mereu supuse modificărilor, pe măsură ce se acumulează noi date cu valoare sistematică.

Dificilă este şi clasificarea mamiferelor actuale alături de formele fosile. Astfel, mamiferele mesozoice sunt cunoscute precar, mai mult după dentiţie, iar cele mai primitive mamifere actuale (monotremele) au lăsat fosile de dată foarte recentă. La toate aceste probleme se adaugă faptul că tipurile primitive de placentare prezintă numeroase caractere colective încât interpretarea lor duce la delimitări diferite între principalele ordine, la crearea de ordine noi sau de grupări de ordine care ar avea o origine comună. În cele ce urmează, se va prezenta un sistem simplificat, în care se regăsesc, cu moderaţie introduse, alături de interpretări „clasice" şi unele puncte de vedere mai noi, privind relaţiile filogenetice ale mamiferelor.

În clasificări recente (sinteze după mai mulţi autori), sunt delimitate fie numai trei subclase, prin includerea Subclasei Eotheria în Subclasa Prototheria, fie numai două subclase, prin includerea Subclasei Eotheria în Subclasa Prototheria şi a Subclasei Allotheria în Subclasa Theria. Unele analize cladistice arată că monotremele s-au desprins înainte de triconodonte. Totodată, morganucodontidele sunt interpetate ca o unitate separată şi mai primitivă decât triconodontele (în cadrul cărora au fost incluse iniţial) şi decât monotremele (Rowe, 1988, 1993; Crompton şi Luo, 1993; Lucas şi Luo, 1993).

Subclasa Eotheria

Sunt mamifere mesozoice cunoscute, mai ales, după resturi ale craniului şi dentiţie. Aici sunt cuprinse două ordine: Triconodonta şi Docodonta.

Ordinul Triconodonta

În acest ordin sunt cuprinse mamifere de talie mică, cu regim de hrană insectivor sau carnivor, caracterizate prin molari tituberculaţi, cei trei cuspizi fiind dispuşi în linie pe mijlocul suprafeţei ocluzale. Acest model al molarilor este foarte asemănător cu cel prezent la dinţii postcanini ai cynodontelor, dintre reptilele therapside. Incisivii sunt mici, caninii dezvoltaţi, premolarii simpli, relativ uniformi, şi molari diferenţiaţi. Formula dentară variază în următoarele limite: 3-4/2-4 I, 1/1 C, 4-5/3-5 Pm, 4-5/4-5 M. Dentiţia nu prezintă diasteme. La formele primitive, *Morganucodon* din Triasicul superior (Fig. 197-A) sau *Amphilestes* (Fig. 197-B) din Jurasicul mediu, cuspidul central al molarilor este mai înalt decât ceilalţi doi, în timp ce la formele mai evoluate, *Triconodon* sau *Trioracodon,* ambele din Jurasicul superior, cuspidul central se află la nivelul celorlalţi doi, determinând o acţiune triturantă mai bună prin contactul direct al cuspizilor superiori şi inferiori (Fig. 197-D). În ocluzie, principalul cuspid al molarului inferior pătrunde între principalul cuspid şi cel accesor anterior al molarului superior (Fig. 197-D şi Fig. 199-A). Mandibula triconodontelor este lipsită de procesul angular, caracteristic mamiferelor theriene.

Triconodontele sunt cele mai primitive mamifere, cunoscute din Triasicul superior, şi cele mai apropiate de Tritheledontidae, dintre cynodonte, de care se deosebesc, în esenţă, prin faptul că dentarul înlocuieşte articularul în articulaţia fălcii inferioare.

Morganucodon (Fig. 197-A) (Triasic superior, Eurasia şi Africa) este unul dintre cele mai vechi mamifere cunoscute până în prezent. Avea circa 10 cm lungime până la baza cozii şi o greutate de circa 10-20 g. Era probabil insectivor. Craniul este relativ mare, măsurând aproape 3 cm. Formula dentară este: 5/4 I, 1/1 C, 4/4 Pm, 4/4 M. Dintre cei cinci incisivi superiori, trei se

fixează pe premaxilar şi doi pe maxilar. Stapesul se deosebeşte printr-un foramen mare stapedial şi se articula cu suprafaţa medială a pătratului. Aceste elemente probabil funcţionau deja ca oase auditive dar sunt cu puţin mai reduse ca mărime decât cele de la cynodonte. Judecând după mărimea angularului şi a procesului retroarticular al articularului, timpanul ar fi trebuit să fie foarte mare comparativ cu cel al mamiferele moderne.

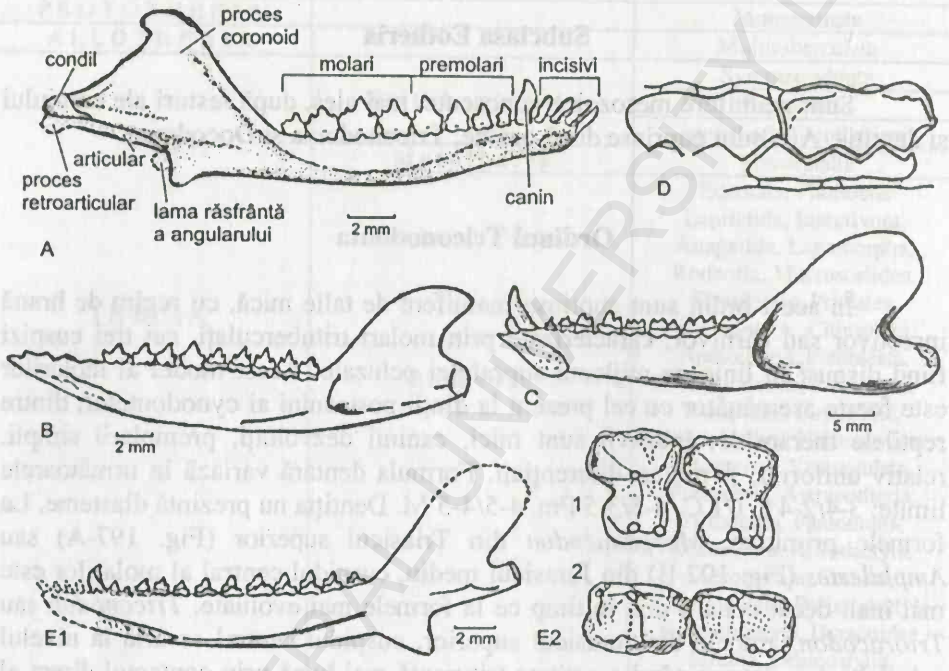


Fig. 197. Eotheria. Triconodonta. A-C şi E1 – falca inferioară în vedere medială. A – *Morganucodon*, Triasic superior; B – *Amphilestes*, Jurasic mediu; C – *Triconodon*, Jurasic superior; D – schiţă a molarilor în ocluzie la *Trioracodon*; **Docodonta.** E – *Docodon*, Jurasic mediu-superior: E2 – suprafaţa ocluzală a molarilor superiori (M^3, M^4) (1) şi a celor inferiori corespunzători (2) (A după Kermack, Musset şi Rigney, 1973, în R. Carroll, 1988; B după Simpson, din J. Piveteau, 1961; C, D şi E după Lillegraven şi colab., 1979; F după Jenkins, din Lillegraven şi colab., 1979).

Scheletul postcranian este puţin cunoscut, dar este strâns apropiat de *Megazostron* care prezintă o serie de caractere progresive: membre mai înalte şi mai verticalizate decât la cynodontul *Oligokyphus*, vertebre lombare lipsite de coaste, oasele centurii pelviene sudate între ele, delimitând în centru un foramen obturator.

Modul de viață al acestor mamifere primitive era insectivor (talie mică, dinți ascuțiți) și, probabil, nocturn (creier relativ mare și, implicit, mirosul și auzul dezvoltate, necesare vieții nocturne). Metabolismul era, foarte probabil, endoterm (proporțiile corpului asemănătoare cu cele ale mamiferelor insectivore moderne și faptul că, bolta palatină fiind formată, puteau respira în timpul masticației, ceea ce corespunde unei rate metabolice ridicate). Nu există dovezi directe dacă morganucodontidele aveau păr sau glande mamare. Dacă aveau însă păr (ca adaptare la endotermie), atunci aveau și glande sudoripare care au rolul de a disipa excesul de căldură. Glandele mamare se crede că sunt glande sudoripare modificate.

Triconodon (Fig. 197-C) (Jurasic superior, Eurasia și America de Nord) era un mamifer carnivor de dimensiunile unui câine mic.

Triconodontele au supraviețuit până în Cretacicul superior (Fig. 202).

Ordinul Docodonta

Cuprinde mamifere jurasice, de talie mică, cunoscute numai prin patru genuri din America de Nord și Europa. Molarii au suprafața lărgită cu un contur dreptunghiular, neregulat. Între cuspizi se găsesc creste.

Docodon (Fig. 197-E) (Jurasic mediu-superior) păstrează articularul, alături de dentar, în cadrul fălcii inferioare. Centura pectorală este formată din trei oase libere, coracoidul nefiind sudat cu scapularul (ca la monotreme).

Docodontele s-au desprins din Morganucodontidae la începutul Jurasicului (Fig. 202).

Subclasa Prototheria

În această subclasă sunt cuprinse cele mai primitive mamifere actuale, grupate într-un singur ordin – Monotremata.

Ordinul Monotremata

În fauna actuală monotremele sunt reprezentate prin trei genuri răspândite în Australia și în insulele învecinate: *Ornithorhynchus, Tachyglossus* și *Zaglossus*. În stare fosilă, ele sunt de dată recentă, majoritatea provenind din Pleistocen și Pliocen. Fosile de vârste mai vechi sunt rare: dinți de ornitorinc (juvenil) din Paleocenul Argentinei, un gen din Miocen, precum și niște resturi incerte din Cretacicul inferior al Australiei (*Steropodon*).

Monotremele actuale prezintă caractere primitive, reptiliene: sunt ovipare, au oviductele separate şi lipsite de vagine, cavitate cloacală cu orificiu cloacal (gr. *monos* – unul; *trematos* – orificiu), centura scapulară formată din oase independente (scapulum, două epicoracoide, două coracoide mari şi un interclavicular). Pe pubis se articulează două oase marsupiale. Maxilarele se prelungesc într-un cioc cornos şi sunt lipsite de dinţi în stadiul adult (la indivizii tineri de ornitorinc, se găsesc dinţi multituberculaţi care ulterior se resorb, fiind înlocuiţi cu plăci cornoase). Glandele mamare sunt lipsite de mamelon. Sistemul nervos prezintă lobii olfactivi foarte dezvoltaţi. Fac un ou (maximum două) care este clocit fie în cuib (la ornitorinc), fie într-o pungă de pe faţa ventrală, numită *incubator* (la echidna). Temperatura corpului variază între 25-36 ^{0}C, ceea ce denotă un metabolism mai redus, comparativ cu mamiferele theriene.

Relaţiile filogenetice ale monotremelor în cadrul mamiferelor nu sunt clarificate (Fig. 202). Specializarea accentuată a structurii craniului şi pierderea sau reducerea în mare măsură a dentiţiei fac dificilă comparaţia cu celelalte mamifere. O fosilă recent descoperită din Cretacicul inferior, care prezintă o aranjare triangulară a cuspizilor dentari, sugerează afinităţi ale monotremelor cu mamiferele theriene primitive, în contrast cu opinia mai veche că monotremele s-au desprins din strămoşii comuni ai marsupialelor şi placentarelor, în Jurasicul inferior. Prezenţa coracoidelor bine dezvoltate ar sugera desprinderea timpurie a prototherienilor din forme arhaice de tip *Morganucodon* şi *Kuehneotherium*, înainte de apariţia docodontelor. Strămoşii monotremelor se pare că au rămas izolaţi în regiunea australiană, de la începutul Jurasicului.

Subclasa Allotheria

Cuprinde cel mai divers şi numeros grup de mamifere mesozoice (circa 50 de genuri cunoscute) şi cu cea mai mare existenţă în timp, fiind cunoscute din Jurasicul superior şi până în Oligocen (timp de peste de 100 milioane ani). Toţi reprezentanţii acestei subclase aparţin unui singur ordin – Multituberculata.

Ordinul Multituberculata

Multituberculatele erau animale asemănătoare, ca aspect şi dimensiuni, rozătoarelor. În majoritate erau omnivore, mai puţine fiind insectivore sau carnivore. Craniul este asemănător cu cel al rozătoarelor prin prezenţa unei singure perechi de incisivi inferiori, lungi, curbaţi, urmaţi de o diastemă datorată lipsei caninilor. Incisivii superiori sunt în număr de una până la trei perechi iar caninii superiori se pot păstra la genurile primitive. La majoritatea

multituberculatelor, premolarii inferiori anteriori sunt specializaţi, fiind comprimaţi lateral ca nişte lame ce prezintă o serie de muchii verticale. Molarii (doi pe maxilarul superior şi trei pe maxilarul inferior) prezintă două sau trei şiruri de tuberculi, de unde şi numele ordinului (Fig. 198-C-D).

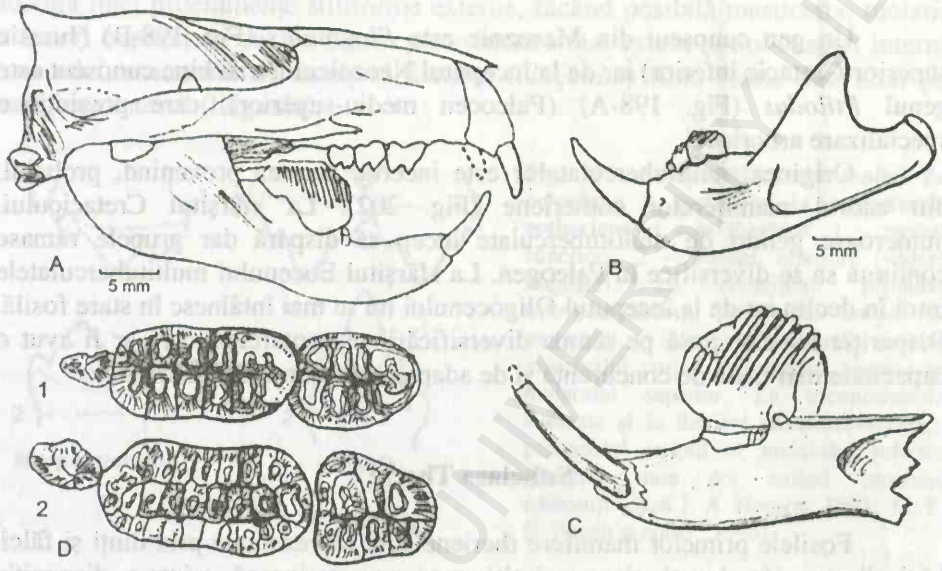


Fig. 198. Multituberculata. A – *Ptilodus*, Paleocen mediu-superior – craniul în vedere laterală; B – *Plagiaulax*, Jurasic superior-Cretacic inferior – falca inferioară; C – *Neoplagiaulax*, Paleocen – falca inferioară; D – molari superiori (1) şi inferiori (2) cu suprafaţa multituberculată la *Taeniolabis*, Paleocen inferior (A după Simpson, din J. Piveteau, 1961; B şi C după Simpson şi Granger, din J. Piveteau, 1961; D după Z. Feider şi colab., 1967).

După modul de tocire a dinţilor, rezultă că mişcarea mandibulei era în întregime în plan sagital, fără nici o urmă de mişcare transversală, aşa cum prezintă majoritatea mamiferelor primitive. Simfiza mandibulară nu este bine consolidată, ceea ce sugerează posibilitatea unei mişcări unilaterale a fiecărei ramuri a fălcii inferioare. Mandibula este lipsită de apofiza angulară.

Craniul multituberculatelor, asemenea rozătoarelor actuale, este plat şi larg. Jugalul lipseşte iar arcul zigomatic este format în întregime din scvamosal şi o apofiză mult alungită şi îndreptată posterior a maxilarului.

Membrele sunt plantigrade, cele anterioare fiind mai scurte decât cele posterioare. La un gen din Cretacicul superior există oase marsupiale, caracter întâlnit şi la alte grupe de mamifere primitive.

Oasele marsupiale, prezente la marsupiale, se mai găsesc la monotreme, la dryolestidul din Jurasicul superior *Henkelotherium*, precum şi la placentarul din Cretacicul superior *Barunlestes*. Aceste oase se pare că reprezintă o trăsătură primitivă asociată cu depunerea ouălor şi purtarea puilor mici într-o pungă protectoare. Oasele marsupiale (= epipubiene) la mamiferele mesozoice ar putea reprezenta o conservare a unei părţi din pubisul în formă de placă al cynodontelor (Fig. 194).

Un gen cunoscut din Mesozoic este *Plagiaulax* (Fig. 198-B) (Jurasic superior-Cretacic inferior) iar de la începutul Neozoicului mai bine cunoscut este genul *Ptilodus* (Fig. 198-A) (Paleocen mediu-superior), care prezintă o specializare arboricolă.

Originea multituberculatelor este incertă, acestea provenind, probabil, din cadrul mamiferelor eotheriene (Fig. 202). La sfârşitul Cretacicului, numeroase genuri de multituberculate încep să dispară dar grupele rămase continuă să se diversifice în Paleogen. La sfârşitul Eocenului multituberculatele intră în declin iar de la începutul Oligocenului nu se mai întâlnesc în stare fosilă. Dispariţia lor este pusă pe seama diversificării placentarelor, care ar fi avut o capacitate mai mare de concurenţă şi de adaptare decât multituberculatele.

Subclasa Theria

Fosilele primelor mamifere theriene sunt reprezentate prin dinţi şi fălci. Molarii mamiferelor theriene primitive se caracterizează printr-o dispoziţie triangulară a cuspizilor principali. Acest model dentar (tribosfenic) este semnalat la genurile *Woutersia* şi *Kuehneotherium* din Rhaetian (Triasic superior) şi Liasic (Jurasic inferior).

La mamiferele theriene, incisivii de pe falca superioară sunt înfipţi numai în premaxilar iar în cadrul centurii pectorale coracoidul este sudat cu scapularul, devenind o apofiză a acestuia. În urechea medie se găsesc trei oase auditive.

Therienele apar în Triasicul superior (Fig. 202), dar, începând cu era Neozoică, ele vor cunoaşte o mare dezvoltare.

Subclasa Theria cuprinde trei infraclase: Trituberculata, Metatheria şi Eutheria.

Infraclasa Trituberculata

Cuprinde primii therieni, recunoscuţi după molarii de tip tribosfenic, şi grupaţi în două ordine: Symmetrodonta şi Panthotheria.

Ordinul Symmetrodonta

Constituie un grup restrâns de micromamifere mesozoice, cu o deosebită importanţă evolutivă legată de apariţia mamiferelor theriene. Molarii superiori prezintă trei cuspizi dispuşi simetric, unul intern şi doi externi, cărora li se adaugă mici proeminenţe stiliforme externe, făcând posibilă masticaţia; molarii inferiori cuprind un cuspid foarte proeminent situat extern şi doi cuspizi interni mai mici, manşonul de smalţ al dintelui (*cingulum*) fiind foarte dezvoltat pe marginea internă (linguală).

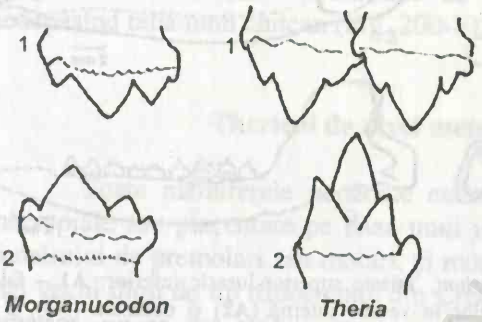


Fig. 199. Comparaţie între modul de ocluziune a molarilor la mamiferele eotheriene şi cele theriene. 1 – molari superiori; 2 – molari inferiori (vedere linguală); La eotherienii primitivi (*Morganucodon*), principalul cuspid al molarului inferior pătrunde între principalul cuspid şi cuspidul anterior ai molarului superior. La triconodontele evoluate şi la therieni (*Kuehneotherium*), principalul cuspid al molarului inferior pătrunde între doi molari superiori adiacenţi (după J. A. Hopson, 1994, din F. H. Pough şi colab., 1996).

La genul *Kuehneotherium,* din Rhaetian, şi alte genuri înrudite din Jurasic, pe molarii inferiori apare schiţat şi un mic talonid lamelar. În ocluzie, cuspidul central, cel mai mare, al molarilor inferiori, pătrunde *printre* doi molari superiori adiacenţi, asigurând o masticaţie mai puternică şi eficientă faţă de triconodonte (Fig. 199). Mandibula este îngustă şi alungită, lipsită de apofiza angulară, şi cuprinde o serie dentară formată din doi-trei incisivi stiliformi, un canin mic şi 7-11 dinţi postcanini; premolarii se deosebesc de molari prin prezenţa a doi sau trei cuspizi dispuşi în linie, dintre care unul central, foarte dezvoltat. La *Kuehneotherium,* mandibula păstra încă un rudiment al articularului iar osul pătrat participa încă, într-o mică măsură, la articularea mandibulei.

După date mai noi (M. Benton, 2000) genul *Kuehneotherium* este o formă mai primitivă decât simetrodontele, apropiată de Morganucodontidae.

Genul cel mai bine cunoscut este *Spalacotherium* din Jurasicul mediu (Fig. 200-B) care prezintă caninii mari, trei premolari şi şapte molari.

Spalacotheriidele par a evolua în direcţia marsupialelor şi placentarelor în ceea ce priveşte aranjamentul cuspizilor, dar talonidul este redus sau dispărut.

Cu toate că simetrodontele persistă o lungă perioadă de timp, din Triasicul superior până la sfârşitul Cretacicului (Fig. 202), resturile lor sunt foarte rare. Simetrodontele erau animale prădătoare, probabil insectivore.

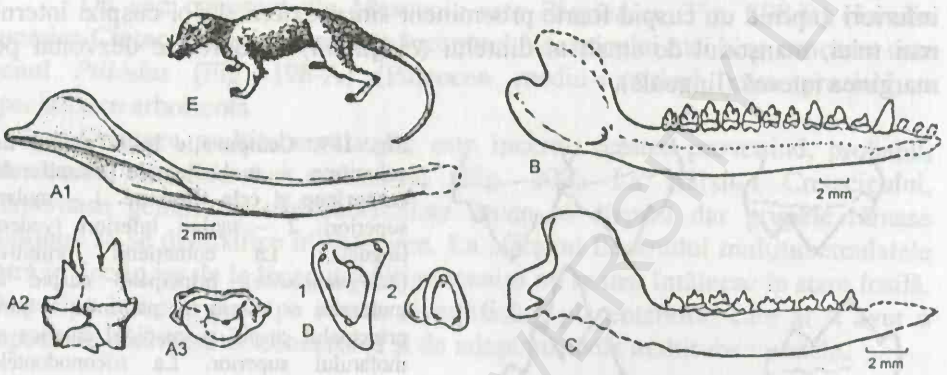


Fig. 200. Symmetrodonta. A – *Kuehneotherium*, Triasic superior-Jurasic inferior: A1 – falca inferioară în vedere externă; aspectul molarilor în vedere internă (A2) şi ocluzală (A3). B – *Spalacotherium*, Jurasic mediu – vedere lingual a fălcii inferioare; **Pantotheria.** C – *Amphitherium*, Jurasic mediu – falca inferioară; D – aspectul suprafeţei ocluzale a molarilor la pantotherieni: molar superior (1) şi molar inferior (2); E – aspectul unui pantother (reconstituire); nu depăşea talia unui chiţcan actual (A după Lillegraven şi colab., 1979; B după Cassiliano şi Clemens, 1979, din R. Carroll, 1988; C după Jenkins şi Crompton, 1979, din R. Carroll, 1988; D după Simpson, din A. S. Romer, 1966; E după Hamilton, din D. Grigorescu, 1980).

Ordinul Pantotheria

Pantotherienii reprezintă stocul de origine al marsupialelor şi placentarelor, cunoscuţi din Jurasicul superior şi Cretacicul inferior (Fig. 202). Cu excepţia unui schelet care încă nu este descris, acest grup este cunoscut după fălci şi dinţi. Talonidul este, oarecum, mai bine dezvoltat decât la *Kuehneotherium* (Fig. 200-A), dar are încă un singur cuspid. Dentiţia pantotherienilor este formată din patru incisivi mici, nespecializaţi, un canin proeminent şi un număr variabil de dinţi postcanini, 11-12 la formele primitive, dintre care patru premolari având un singur cuspid dezvoltat, şi 7-8 molari. Molarii superiori (Fig. 200-D1) au câte un cuspid principal intern şi extern, la care se adaugă doi sau mai mulţi cuspizi secundari; ei sunt mai largi decât molarii inferiori. Molarii inferiori (Fig. 200-D2) au un trigonid asimetric şi un talonid plat, cu un singur cuspid. În ocluzie, cuspidul intern al molarilor

superiori acționează antagonic asupra talonidului, conform modelului tribosfenic. Protoconul nu este încă dezvoltat. Spre deosebire de simetrodonte, falca inferioară prezintă un proces angular bine dezvoltat.

La genurile primitive, precum *Amphitherium* (Fig. 200-C) (Jurasic mediu), falca inferioară are o porțiune orizontală alungită ce cuprinde patru incisivi, un canin, patru premolari și șapte molari. Numărul dinților postcanini se reduce considerabil, la genurile din Jurasicul superior, la numai doi premolari și patru molari. Osul marsupial este prezent (la singurul schelet conservat în întregime).

Pantotherienii erau animale de talie mică, carnivore sau omnivore, nedepășind talia unui chițcan (Fig. 200-E); unele specii duceau viață arboricolă.

Therieni de nivel metatherian-eutherian

Toate mamiferele neozoice cu molari tribosfenici se pot clasifica în marsupiale sau placentare pe baza unui model diferit de înlocuire a dinților, a numărului de premolari sau molari, și morfologia detaliată a fiecărui molar. Cei mai vechi dinți de tip tribosfenic, din Cretacicul inferior și câțiva din Cretacicul superior, nu se pot atribui vreuneia din aceste grupe. Molarii acestor forme prezintă o structură tribosfenică avansată față de pantotherieni, având protoconul foarte dezvoltat iar talonidul larg și depresionar. Majoritatea mamiferelor primitive care au un *bazinet* larg pe talonid pentru ocluzia cu protoconul sunt atașate la acest grup intermediar, deoarece nu pot fi clasificate în oricare dintre grupele moderne.

Aegialodon (Fig. 201-A1) (Cretacic inferior), cel mai vechi reprezentant al acestui grup, este cunoscut după un singur molar inferior, cu un bazinet bine definit și un talonid cu trei cuspizi.

Pappotherium (Fig. 201-A3) din Albian (Texas) este printre cele mai vechi genuri la care molarii superiori au un protocon pe deplin dezvoltat; acest gen se apropie mai mult de primele mamifere placentare.

Holoclemensia (Fig. 201-A2) (Cretacic inferior, America de Nord) se apropie, după particularitățile dentare, de condiția mamiferelor metatheriene.

Kielantherium (Fig. 201-C) (Cretacic inferior, Mongolia) prezintă cinci premolari inferiori, număr ce corespunde cu numărul cel mai mare de molari la mamiferele placentare (primele marsupiale au numai trei premolari).

Deltatheridium (Fig. 201-B) (Cretacic superior, Mongolia) este unul dintre cei mai bine cunoscuți reprezentanți ai acestui grup. Craniul este relativ mare (4 cm), fălcile scurte iar formula dentară este mai apropiată de modelul

mamiferelor metatheriene. Acest gen este clasificat, de către unii autori, printre placentarele din Ordinul Insectivora.

În Cretacicul superior (Santonian şi Campanian) apar marsupiale şi placentare diversificate deja în mod considerabil.

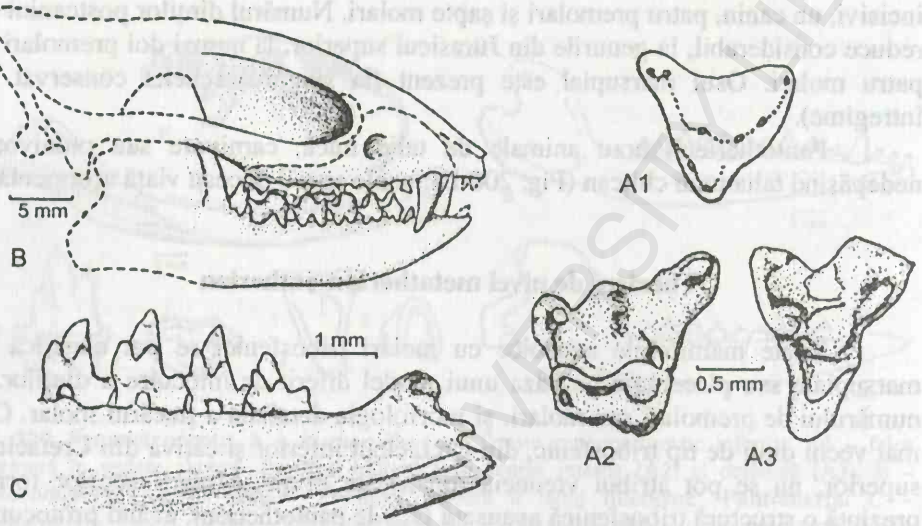


Fig. 201. Therieni de nivel metatherian-eutherian. A – dinţi ai therienilor primitivi: A1 – *Aegialodon*, Cretacic inferior – molar superior ipotetic; A2 – *Holoclemensia*, Cretacic inferior – aspectul suprafeţei ocluzale a unui molar superior; A3 – *Pappotherium*, Cretacic inferior – aspectul suprafeţei ocluzale a unui molar superior; B – craniu de *Deltatheridium*, Cretacic superior; C – *Kielantherium*, Cretacic inferior – falca inferioară în vedere lingual (A după Bown şi Kraus, din R. Carroll, 1988; B după Kielan-Jaworowska, Eaton şi Bown, 1979, din R. Carroll, 1988; C după Dashzeveg şi Kielan-Jaworowska, 1984, din R. Carroll, 1988).

Infraclasa Metatheria

Se consideră că marsupialele şi placentarele s-au desprins simultan dintr-un strămoş comun din cadrul nivelului metatherian-eutherian, în Cretacicul inferior (Fig. 202) (*Kokopellia* din Cretacicul inferior al Americii de Nord ar putea fi cel mai vechi marsupial). În Cretacicul superior, distribuţia geografică a celor două grupe prezintă diferenţe semnificative: marsupialele şi placentarele au o abundenţă aproape egală în America de Nord, fiind cunoscute, în număr mai mic, şi în America de Sud. Placentarele sunt relativ comune în Cretacicul superior din Asia Centrală, dar nu există dovezi sigure privind existenţa marsupialelor cretacice în Asia. Nici una din cele două grupe de mamifere

theriene nu a fost semnalată din Cretacicul Africii sau Australiei. Metatherienii cuprind un singur ordin – Marsupialia.

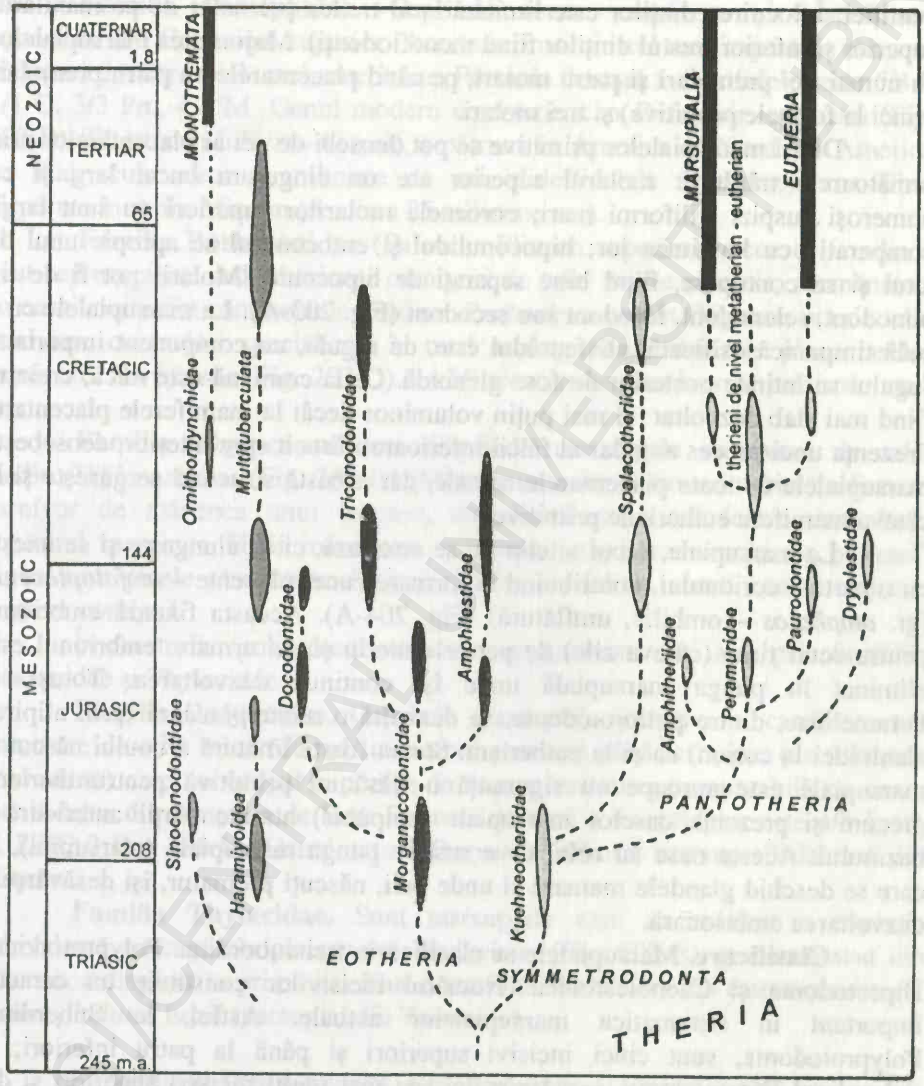


Fig. 202. Filogenia mamiferelor mesozoice (bazat pe R. Carroll, 1988).

Ordinul Marsupialia

Marsupialele se deosebesc de placentare prin caracteristici proprii ale dentiției. Înlocuirea dinților este limitată la al treilea premolar de pe maxilarul superior și inferior (restul dinților fiind monofiodonți). Majoritatea marsupialelor au numai trei premolari și patru molari, pe când placentarele au patru premolari (cinci la formele primitive) și trei molari.

Dinții marsupialelor primitive se pot deosebi de cei ai placentarelor prin următoarele trăsături: molarul superior are un cingulum bucal larg și cu numeroși cuspizi stiliformi mari; coroanele molarilor superiori nu sunt largi, comparativ cu lungimea lor; hipoconulidul și entoconidul se apropie unul de altul și se contopesc, fiind bine separați de hipoconid. Molarii pot fi de tip bunodont, selenodont, lofodont sau secodont (Fig. 203-A). La marsupialele cu o bulă timpanică osificată, alisfenoidul este, de regulă, un component important. Jugalul se întinde posterior de fosa glenoidă. Cutia craniană este mică, creierul fiind mai slab dezvoltat și mai puțin voluminos decât la mamiferele placentare. Prezența unui proces angular al fălcii inferioare, răsucit spre interior, deosebește marsupialele de toate placentarele actuale, dar această structură se găsește și la câteva mamifere eutheriene primitive.

La marsupiale, sacul vitelin nu se atrofiază, ci se alungește și se unește cu o parte a corionului, contribuind la formarea unei placente – *omfaloplacenta* (gr. *omphalos* – ombilic, umflătură) (Fig. 204-A). Aceasta fixează embrionul pentru scurt timp (câteva zile) de peretele uterin și, ca urmare, embrionul este eliminat în punga marsupială unde își continuă dezvoltarea. Totuși, la Peramelidae, dintre poliprotodonte, se dezvoltă o *alantoplacentă* (prin alipirea alantoidei la corion) ca și la eutherieni. Starea foarte imatură a noului născut la marsupiale este aproape cu siguranță o trăsătură primitivă pentru therieni, precum și prezența oaselor marsupiale (epipubis) atașate părții anterioare a bazinului. Aceste oase au rolul de a susține punga marsupială (marsupiul), în care se deschid glandele mamare și unde puii, născuți prematur, își desăvârșesc dezvoltarea embrionară.

Clasificare. Marsupialele se clasifică în trei subordine: Polyprotodonta, Diprotodonta și Caenolestoidea. Numărul incisivilor constituie un caracter important în sistematica marsupialelor actuale. Astfel, la Subordinul Polyprotodonta, sunt cinci incisivi superiori și până la patru inferiori; la Subordinul Diprotodonta, se găsesc doi sau mai mulți incisivi superiori și doi incisivi inferiori; la Subordinul Caenolestoidea (cu un singur gen actual dar mulți reprezentanți fosili), se găsesc patru incisivi superiori și trei inferiori, cel mijlociu fiind mai dezvoltat; molarii, la aceste din urmă marsupiale, prezintă tuberculi dispuși în șiruri paralele asemenea multituberculatelor.

Subordinul Polyprotodonta. Poliprotodontele au fost cele mai numeroase marsupiale din America de Sud. Dintre acestea, mai reprezentative sunt familiile Didelphidae, Borhyaenidae şi Thylacosmilidae.

Familia Didelphidae. Cuprinde forme omnivore şi insectivore, cunoscute din Cretacicul superior. Acestea constituie cel mai important element al faunei de marsupiale sud-americane. Formula dentară a didelfidelor este 5/4 I, 1/1 C, 3/3 Pm, 4/4 M. Genul modern nord-american *Didelphis*, opossum (Fig. 203-B) (Pleistocen inferior-Actual), a pătruns în America de Nord din America de Sud acum circa 3 milioane de ani, didelfidelele nord-americane fiind dispărute încă din Miocen (de circa 25 milioane ani).

Familia Borhyaenidae (Paleocen-Pliocen superior). Această familie a avut reprezentanţi sud-americani carnivori de talie medie şi mare, asemănători cu carnivorele din continentele nordice. *Proborhyaena* din Oligocen era de talia unui urs, cu molari specializaţi în mod analog cu carnasierele placentarelor carnivore. *Borhyaena* (Fig. 203-C) din Miocen era un carnivor de mărimea unui lup.

Familia Thylacosmilidae. Cuprinde marsupiale carnivore de talie medie. *Thylacosmilus* (Fig. 203-D) (Miocen superior-Pliocen inferior) a fost un carnivor de mărimea unui leopard, cu caninii superiori foarte dezvoltaţi, depăşind marginea fălcii inferioare, asemenea „tigrilor cu colţi de pumnal" dintre carnivorele placentare. Spre deosebire de feline, aceşti canini aveau o creştere continuă.

În Australia, poliprotodontele sunt reprezentate mai ales prin familiile Dasyuridae şi Thylacidae.

Familia Dasyuridae. Cuprinde marsupiale insectivore, carnivore sau omnivore de talie mică (de mărimea unui şoarece) până la medie (de mărimea unui câine) care au ocupat o poziţie în fauna Australiei comparabilă cu cea a didelfidelor din America de Sud. Formula dentară a dasiuridelor este 4/3 I, 1/1 C, 2-3/2-3 Pm, 4/4 M. Genul actual *Dasyurus* (dihorul marsupial) datează din Pliocen.

Familia Thylacidae. Sunt marsupiale care au realizat o evoluţie echivalentă cu canidele placentare. *Thylacinus* (Fig. 203-E), gen cunoscut din Miocen, a dispărut în prima jumătate a secolului al XX-lea din cauza omului (*T. cynocephalus* – lupul marsupial din Tasmania).

Subordinul Diprotodonta. Diprotodontele (11 familii) sunt marsupiale întâlnite numai în Australia, cunoscute în stare fosilă din Miocen, unde au dat naştere la forme în special erbivore.

Familia Thylacoleonidae. *Thylacoleo* (Fig. 203-F) (Pliocen-Pleistocen, Australia) era o formă carnivoră de talie mare cu craniul de 25 cm lungime.

Incisivii sunt asemănători unor canini (caninii fiind aici scurți) iar doi dintre dinții posteriori (primul premolar superior și primul premolar inferior) sunt foarte dezvoltați și prevăzuți cu o lamă longitudinală lungă pentru tăiat carne.

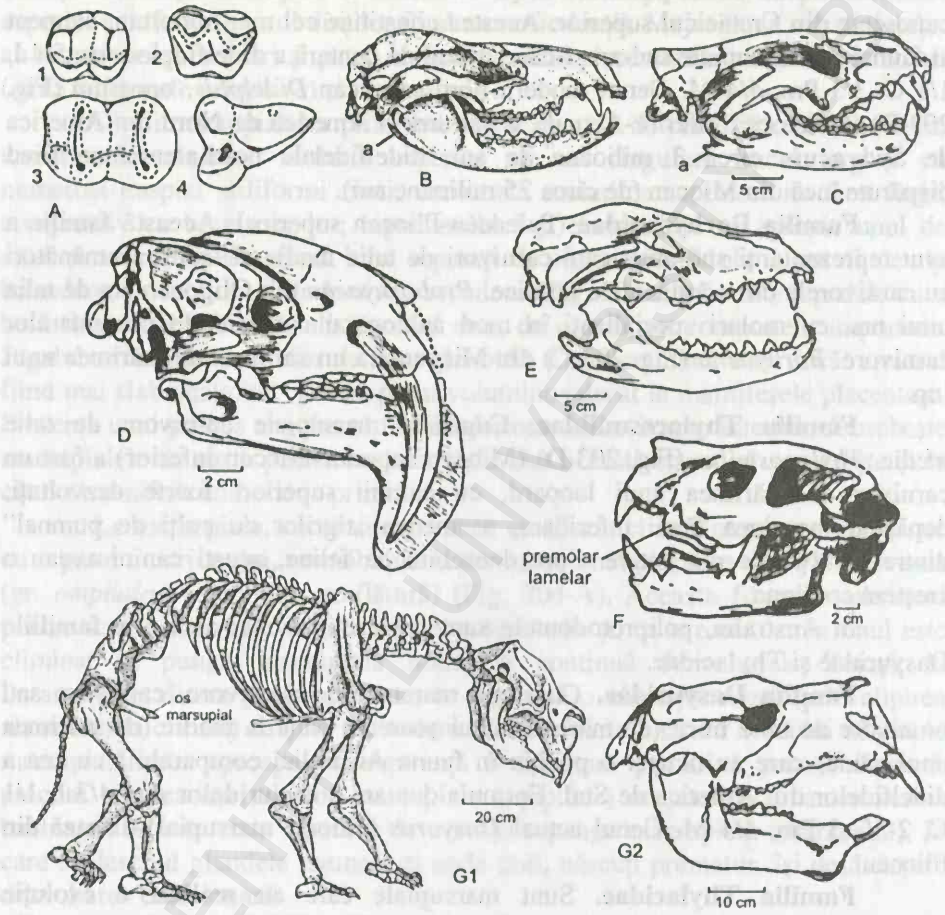


Fig. 203. Marsupialia. A – reprezentare schematică a morfologiei suprafeței ocluzale a molarilor superiori la unele marsupiale din Pleistocen: 1 – tip bunodont (*Trichosaurus*); 2 – tip selenodont (*Petauroides*); 3 – tip lofodont (*Macropus*); 4 – tip secodont (*Thylacinus*); B – craniul genului actual *Didelphis*; C – craniul genului sud-american *Borhyaena*, Miocen; D – *Thylacosmilus*, Miocen superior-Pliocen inferior – un marsupial cu „dinți de sabie"; E – craniul genului recent dispărut *Thylacinus*; F – craniu de *Thylacoleo carnifex*, Cuaternar; G – *Diprotodon*, Pleistocen: G1 – schelet; G2 – craniu (A după J. Piveteau, 1961, din E. Hanganu și colab., 1983; B din L. Davitașvili, 1956; C și E după Sinclair, 1906, din R. Carroll, 1988; D după Riggs, 1934, din R. Carroll, 1988; F din L. Moret, 1940; G după Gregory, 1951, din R. Carroll, 1988); a – apofiza angulară a dentarului răsucită spre interior, caracteristică marsupialelor.

Familia Diprotodontidae. *Diprotodon* (Fig. 203-G) (Pleistocen), înrudit cu wombatul actual, este unul dintre cele mai mari marsupiale cunoscute, ajungând la talia unui hipopotam. Craniul este masiv. Incisivii (trei superiori şi doi inferiori) sunt alungiţi ca la rozătoare. Oasele nazale scurte sugerează prezenţa unui proboscis. *Diprotodon* avea membre greoaie, plantigrade, cu degete puternice şi gheare încovoiate, ce serveau, probabil, la săpat.

Diprotodontidele au apărut în Miocenul mediu şi au supravieţuit până în Holocen.

Familia Macropodidae. *Macropus*, cangurul, este cunoscut începând din Pliocen. Cangurii apar în Miocenul inferior şi ating dimensiuni mai mari din Pliocen.

Subordinul Caenolestoidea. Cuprinde marsupiale sud-americane, insectivore sau omnivore, de talie mică. Formula dentară este: 3-4/2-4 I, 1/1 C, 3/2-3 Pm, 4/4 M. Ele au fost cele mai numeroase în Miocenul inferior. În fauna actuală mai există trei genuri.

Distribuţia geocronologică şi paleogeografică a marsupialelor. Primele fosile de marsupiale provin din America de Nord, unde se pare că au apărut. Unele resturi din Cretacicul inferior rămân discutabile dar, din Cretacicul superior (începând din Campanian), se cunosc diverse resturi fosile de marsupiale. Dintre poliprotodonte, mai importanţi sunt reprezentanţii familiei Didelphidae care, în Eocen, migrează din America de Nord în Europa. Forme înrudite cu acestea sunt semnalate în Eocen şi Oligocen în Africa de Nord, dar dispar înainte de a se răspândi mai mult. Singurul rest de marsupial semnalat din Asia (partea centrală a continentului) este un molar din Oligocenul inferior, asemănător cu molarii didelfidelor din Europa şi America de Nord.

Din Cretacicul superior, marsupiale foarte asemănătoare cu genurile nord-americane sunt semnalate în Peru şi Bolivia. La sfârşitul Cretacicului şi începutul Neozoicului, marsupialele realizează o mare radiaţie adaptativă în America de Sud, diferenţiindu-se în 10 familii. Marea extincţie de la sfârşitul Cretacicului se pare că nu a afectat marsupialele nord-americane. Nu se ştie cu certitudine dacă marsupialele sud-americane provin prin migraţie din America de Nord sau îşi au centrul de origine în America de Sud sau în America Centrală. În America de Sud, marsupialele au fost foarte numeroase până în Pliocen. Din America de Sud, la sfârşitul Cretacicului, marsupialele au migrat spre Australia, *via* Antarctica. Fosile de marsupiale din regiunea australiană, reprezentând tipuri noi, sunt cunoscute din Oligocenul superior. Nu există dovezi privind timpul în care marsupialele au pătruns în Australia. Izolarea Australiei de Antarctica, prin deplasare spre nord, s-a realizat în perioada Eocen mediu-Eocen superior.

Istoria şi actuala răspândire geografică a marsupialelor au fost, în general, influenţate de două categorii de factori: evenimente paleogeografice şi radiaţia adaptativă a placentarelor.

Radiaţia adaptativă a marsupialelor în Lumea Nouă se pare că a precedat-o pe cea a placentarelor. Separarea Americii de Nord de America de Sud (după o scurtă perioadă în care au fost unite) a permis izolarea şi diversificarea marsupialelor în continentele sudice în timp ce în Emisfera Nordică acestea au fost eliminate prin concurenţa cu placentarele. În Terţiar, marsupialele au fost foarte numeroase şi diverse în America de Sud alături de o bogată faună endemică de placentare erbivore. În Pliocenul superior, prin refacerea punţii continentale dintre cele două Americi, carnivorele placentare nordice pătrund în America de Sud unde distrug cea mai mare parte din fauna endemică, inclusiv marsupialele. În schimb, în Australia, unde placentarele nu au pătruns în Terţiar, marsupialele au continuat să formeze o faună diversă, incluzând tipuri bioecologice echivalente placentarelor: insectivore, erbivore, carnivore (terestre şi arboricole).

În fauna actuală, marsupialele se găsesc răspândite în Australia (diprotodonte şi unele poliprotodonte), câteva genuri în America Centrală şi de Sud (poliprotodonte şi cenolestide, forme intermediare între poliprotodonte şi diprotodonte) şi un singur gen din America de Nord – *Didelphis* (poliprotodont).

Infraclasa Eutheria

Această infraclasă cuprinde marea majoritate a mamiferelor actuale şi, în general, din Era Neozoică. Ele sunt numite şi *placentare* datorită dezvoltării unei membrane fetale numită *placentă*, prin care se fac schimburile nutritive dintre embrion şi corpul matern (Fig. 204-B). La placentare sacul vitelin se reduce mult iar alantoida, alipită la corion, participă la formarea placentei numită, de aceea, şi *alantoplacentă* (placentă ce cuprinde vilozităţile coriale care vin într-un raport mai mult sau mai puţin intim cu peretele uterin). Placentarele se deosebesc de marsupiale, de asemenea, prin absenţa oaselor marsupiale, prin faptul că procesul angular al mandibulei nu este răsucit spre interior şi prin marea dezvoltare a emisferelor cerebrale. Formula dentară cuprinde un număr mai mic de dinţi: 3/3 I, 1/1 C, 4/4 Pm, 3/3 M; cu excepţia molarilor, toţi dinţii sunt difiodonţi.

De la sfârşitul Cretacicului, mamiferele placentare au fost vertebratele terestre dominante pe toate continentele, cu excepţia Australiei şi Antarcticii. Avantajele selective ale placentarelor faţă de marsupiale continuă să fie un subiect dezbătut. Deşi costurile energetice ale gestaţiei sunt mult mai scăzute la

marsupiale, din cauza taliei mici a individului neonat, costul total al creşterii unui pui până când acesta poate trăi independent este mai mare deoarece, la marsupiale, costul metabolic al unei lungi perioade de lactaţie este mai mare. În plus, timpul necesar pentru maturizare este mai lung la majoritatea marsupialelor, capacitatea de reproducere fiind mai redusă decât cea a placentarelor. Pe de altă parte, o perioadă lungă de dezvoltare intrauterină poate fi necesară pentru o mai mare dezvoltare cerebrală, care este o trăsătură ce deosebeşte placentarele de marsupiale. O mare realizare în evoluţia eutherienilor este *trofoblastul,* un ţesut produs de embrion, care formează o barieră activă între embrion şi corpul matern, împiedicând expulzarea embrionului ca pe un corp străin (deoarece jumătate din materialul genetic al embrionului provine de la individul patern). Trofoblastul, ce va participa la formarea corionului şi va intra în componenţa placentei, face posibilă o lungă perioadă de gestaţie care permite dezvoltarea mai rapidă şi completă a noului născut.

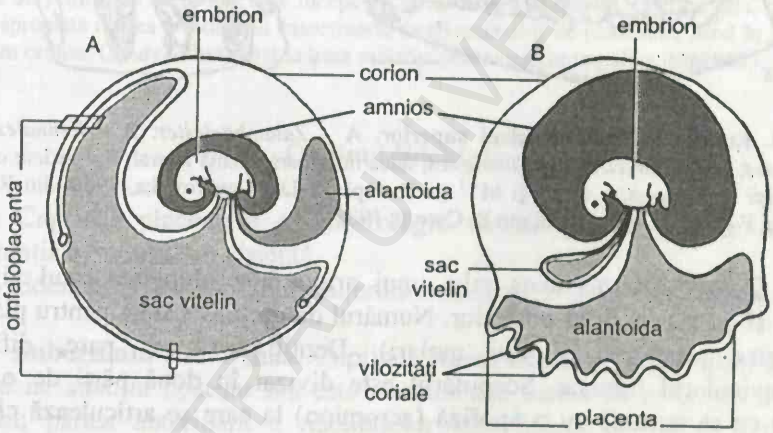


Fig. 204. Placenta la marsupiale (A) şi la placentare (B) (bazat pe Dawson, în K. V. Kardong, 1998).

Fosile de posibile mamifere eutheriene sunt cunoscute din Cretacicul inferior dar primele fosile sigure de eutherieni provin din Cretacicul superior (Santonian şi Campanian); din această perioadă au fost descrise numeroase specii descoperite în Mongolia şi America de Nord. Genurile asiatice *Kennalestes* (Fig. 205-B), *Asioryctes* (Fig. 205-D) (mai apropiate de Tupaiidae) precum şi *Barunlestes* (Fig. 205-C) şi *Zalambdalestes* (Fig. 205-A) (specializate în direcţia rozătoarelor şi lagomorfelor) par a reprezenta strămoşii mamiferelor placentare.

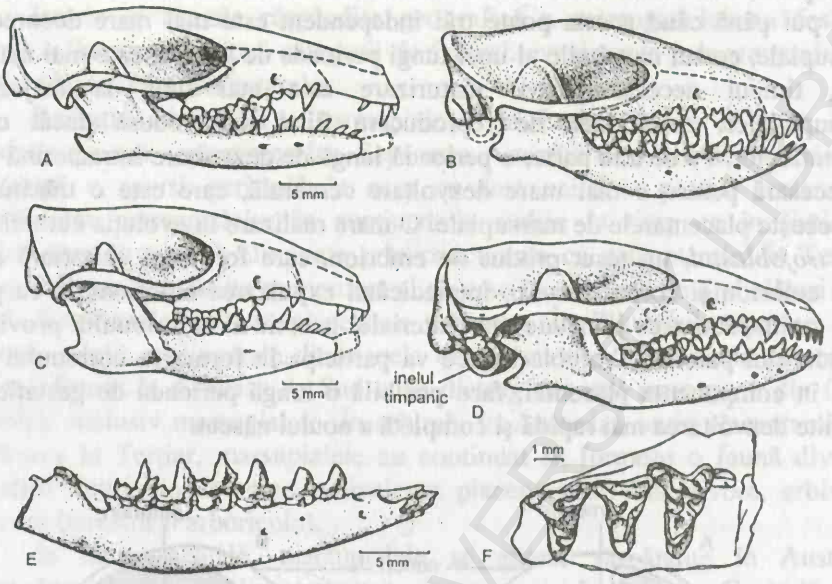


Fig. 205. Eutherieni din Cretacicul superior. A – *Zalambdalestes*; B – *Kennalestes*; C – *Barunlestes*; D – *Asioryctes*; E – *Cimolestes*, falca inferioară văzută lateral; F – vedere ocluzală a maxilarului de *Cimolestes* cu P^4 şi M^{1-2} (A-D după Kielan-Yaworowska, 1980, din R. Carroll, 1988; E şi F după Clemens, 1973, din R. Carroll, 1988).

Zalambdalestes avea talia unui arici, fălci alungite, arcul zigomatic subţire şi orbita deschisă posterior. Numărul de dinţi este tipic pentru placentare (cu patru premolari şi trei molari). Dentiţia era, se pare, difiodontă. Interclavicularul lipseşte. Scapularul este divizat în două părţi de o creastă (spină) ce se termină cu o apofiză (acromion) la care se articulează clavicula. Cavitatea glenoidă este orientată în jos, ceea ce denotă postura erectă a membrelor anterioare. Degetele membrelor superioare sunt lungi. Fibula este redusă şi mult fuzionată cu tibia (specializare la sărit).

Genurile *Cimolestes* (Fig. 205-E-F), *Batodon, Gallolestes* şi *Procerberus* din Cretacicul superior al Americii de Nord sunt, de asemenea, printre cele mai primitive forme de eutherieni, cu poziţie sistematică încă incertă. Majoritatea ordinelor de placentare sunt cunoscute din Eocen iar relaţiile lor filogenetice sunt dificil de stabilit. În ceea ce priveşte mediul paleogeografic care a putut influenţa evoluţia placentarelor precizăm că, pe parcursul Neozoicului, Eurasia şi America de Nord au fost intermitent în contact, Africa a fost separată de Eurasia pentru mult timp în Terţiarul inferior iar America de Sud a fost separată de America de Nord până în Pliocenul superior.

Clasificare. Eutherienii se clasifică în circa 25 până la 36 de ordine, acest număr variind în funcție de sistemele propuse de diferiți autori.

Relațiile filogenetice între ordinele de placentare nu sunt pe deplin clarificate. O concepție mai veche consideră că au existat două grupuri mari de placentare la sfârșitul Cretacicului din care s-au desprins ordinele cunoscute din Neozoic, și anume un grup al protoinsectivorelor din care au evoluat mai multe ordine (edentate, folidote, insectivore, carnivore, chiroptere, rozătoare, primate etc.) și un grup al protoungulatelor, din care s-au desprins alte ordine (condilarthre, notoungulate, litopterne, xenungulate, pantodonte, dinocerate, pirotheri, perisodactile, artiodactile, proboscidieni etc.). Clasificarea ordinelor de placentare este dificilă deoarece ele nu provin unele din altele, ci din strămoși cretacici foarte puțin cunoscuți. Studii mai noi arată că reprezentanții ordinelor Edentata și Pholidota sunt printre cei mai primitivi eutherieni. Pe de altă parte, reprezentanții Ordinului Insectivora, mult timp considerat a fi la baza filiației tuturor eutherienilor, s-a dovedit că reprezintă un grup distinct și specializat față de formele primitive „Proteutheria", asociate cu grupul insectivorelor (Butler, 1972; Novacek, 1980).

Cele mai noi cladograme privind relațiile filogenetice ale placentarelor sunt, în bună măsură, diferite între ele astfel încât nu se poate face o sinteză a acestor date. În continuare, se va prezenta un prim grup de ordine care începe cu Edentata și se termină cu Carnivora, ca având o origine apropiată de cea a ordinului Insectivora, restul ordinelor de placentare fiind în relație mai strânsă cu ordinul Condylarthra, aflat la baza radiației placentarelor ungulate (Fig. 288).

Ordinul Edentata

Cuprinde placentare cu morfologie variată și dentiție monofiodontă, nediferențiată, redusă sau absentă.

Edentatele se clasifică în subordinul Xenarthra și Palaeanodonta.

Subordinul Xenarthra. Cuprinde forme edentate sau cu dinți lipsiți de rădăcini iar smalțul lipsește sau este restrâns sub formă de benzi pe marginile coroanei; partea anterioară a maxilarelor este lipsită de dinți. Xenarthrele prezintă o serie de caractere de primitivitate: creier puțin dezvoltat, membre pentadactile și plantigrade, terminate cu gheare, coracoidul concrește târziu cu omoplatul. Coada este de obicei lungă și întotdeauna groasă la bază, de tip primitiv. Scheletul prezintă unele specializări, cea mai importantă fiind prezența, în cadrul ultimelor vertebre dorsale și a primelor lombare, a unor articulații suplimentare (în număr de 1-3), pe lângă zigapofizele obișnuite (de unde și numele de *xenarthra* – gr. *xenos* – străin; *arthron* – articulație). Bazinul se caracterizează prin unirea ischioanelor și a ilioanelor cu vertebrele codale incluse în sinsacrum, delimitându-se o fereastră sacro-ischiatică. Oasele pubiene sunt unite printr-o scurtă simfiză și dispuse anterior față de acetabulum.

Xenarthrele au corpul acoperit fie cu o pilozitate bine dezvoltată (Infraordinul Pilosa), fie cu o carapace formată din solzi sau scuturi cornoase sau osoase (Infraordinul Cingulata).

Edentatele sunt printre cele mai vechi placentare, fiind cunoscute din Paleocenul mediu al Americii de Sud unde a fost centrul lor evolutiv. În prezent, trăiesc câteva genuri în regiunile tropicale ale Americii de Sud şi Centrale, fiind reprezentate de leneşi (Bradypodidae), furnicari (Myrmecophagidae) şi tatui (Dasypodidae).

Din Pleistocenul Americii de Sud şi de Nord se cunosc cingulate gigantice precum genul *Glyptodon* (Familia Glyptodontidae) (Fig. 206-A). Acest tatuu gigant avea 3-4 m lungime şi o carapace foarte dezvoltată, sudată la coloana vertebrală şi formată din osificări dermice, prelungite şi deasupra craniului. Craniul are o constituţie solidă; arcul zigomatic, robust, emite din partea sa maxilară un proces enorm descendent de care se ataşa muşchiul maseter.

Din grupul *Pilosa*, se remarcă prin gigantismul său genul *Megatherium* (Pleistocen, America de Sud) (Fig. 206-B1), un leneş terestru vegetarian, de peste 5 m lungime. Membrele anterioare sunt alungite şi prevăzute cu gheare foarte lungi. Membrele posterioare sunt deosebit de puternice. Femurele sunt extraordinar de largi, aproape dreptunghiulare, tibia şi peroneul sudate între ele la extremităţi iar calcaneul este masiv. Coada, puternică, servea la sprijin atunci când animalul se ridica pe picioarele din spate pentru a prinde ramurile arborilor. Dinţii erau deosebit de înalţi şi cu secţiunea aproape pătrată (Fig. 206-B2-B3). Suprafaţa ocluzală este tăiată de un şanţ adânc în formă de V care separă două creste cu marginile ascuţite. *Megatherium* a dispărut acum 11000 de ani.

Tatuii se cunosc din Paleocenul superior. La sfârşitul Pliocenului, când s-a restabilit legătura dintre cele două Americi, tatuii şi rudele lor apropiate glyptodonţii s-au răspândit în America de Nord. Leneşii apar în Eocenul superior ca forme arboricole, unele genuri reţinând în piele un mozaic de osicule. Începând cu Miocenul, leneşii urmează două direcţii de evoluţie: una a vieţii arboricole şi alta a vieţii terestre. Leneşii moderni par să fi evoluat separat, din grupe de leneşi tereştri.

Subordinul Palaeanodonta. Cuprinde edentate cunoscute din Paleocenul şi Eocenul Americii de Nord, cu scheletul asemănător cu cel al xenarthrelor dar mai primitiv, fără o articulaţie xenarthrală a vertebrelor şi fără osificări dermice. Erau animale de talie mică, patrupede, plantigrade sau subdigitigrade. Gâtul era scurt, coada lungă, mobilă dar neprehensilă iar membrele robuste. Cel mai bine cunoscut este genul *Metacheiromys* (Fig. 206-C) din Eocen, care avea 2 m lungime.

Edentatele sunt considerate placentare dintre cele mai primitive. Afinităţile filogenetice ale edentatelor în cadrul mamiferelor placentare rămân incerte. Prin unele caractere ale oaselor membrelor, paleanodontele se apropie de folidote.

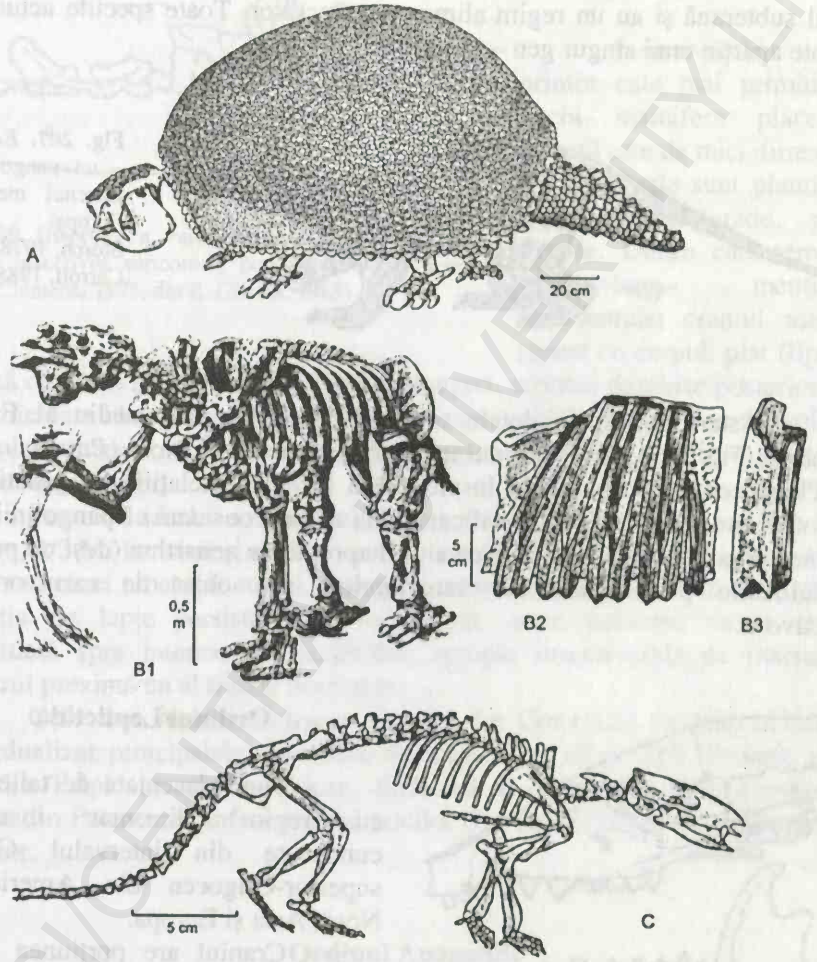


Fig. 206. Edentata. Xenarthra. A – *Glyptodon*, Pleistocen; America de Sud; B – *Megatherium*, Pleistocen, America de Sud: B1 – reconstituirea corpului; B2 – secţiune longitudinală prin seria dentară superioară; B3 – aspectul unui dinte izolat; **Palaeanodonta.** C – *Metacheiromys*, Eocen, America de Nord (A din P. Grassé şi Ch. Devillers, 1965; B1 din N. Botnariuc, 196; B2-B3 după Owen, în J. Piveteau, 1958; C după Simpson, 1931, din R. Carroll, 1988).

Ordinul Pholidota

Acest ordin cuprinde pangolinii – furnicarii cu solzi (cornoşi) – care trăiesc astăzi în Africa, la sud de Sahara, şi în Asia de Sud-Est. Ei au corpul alungit cu membre scurte, pentadactile şi plantigrade; degetele, cu falangele terminale bifide, sunt prevăzute cu gheare puternice. Duc viaţă arboricolă sau parţial subterană şi au un regim alimentar insectivor. Toate speciile actuale de folidote aparţin unui singur gen – *Manis*.

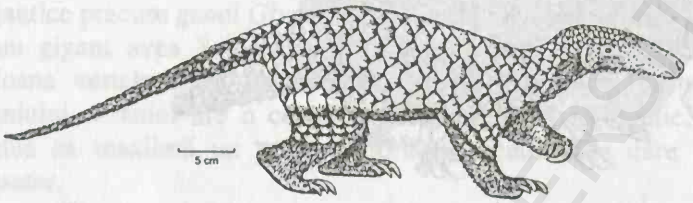


Fig. 207. *Eomanis* – un pangolin din Eocenul mediu al Europei (după Storch, 1978, din R. Carroll, 1988).

În stare fosilă, folidotele se cunosc din Eocenul mediu al Europei (*Eomanis,* Fig. 207), din Pliocenul inferior al Americii de Nord (*Patriomanis*) şi din Pleistocenul Europei şi al Insulei Jawa (*Manis*). Relaţiile filogenetice ale folidotelor nu sunt pe deplin clarificate. Unii autori consideră că pangolinii îşi au originea în paleanodonte în timp ce alţii îi apropie de xenarthre (deşi nu prezintă specializările postcraniale ale xenarthrelor) sau chiar de carnivore sau insectivore.

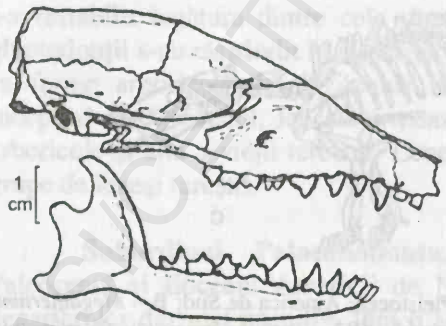


Fig. 208. ***Leptictis dakotensis*****, Oligocen** (după Novacek, 1986, din R. Carroll, 1988).

Ordinul Leptictida

Sunt placentare de talie mică, cu regim alimentar insectivor, cunoscute din intervalul Cretacic superior-Oligocen din America de Nord, Asia şi Europa.

Craniul are porţiunea facială alungită şi, spre deosebire de adevăratele insectivore, reţine osul jugal. Formula dentară este 2/3 I, 1/1 C, 4/4 Pm, 3/3 M.

Leptictis (Fig. 208), din

Oligocen, prezintă oasele tibia şi fibula fuzionate, ceea ce sugerează o convergenţă cu *Zalambdalestes.*

Leptictidele au fost mai numeroase în Paleocen şi Eocen. Se crede că ele se apropie filogenetic de insectivorele actuale.

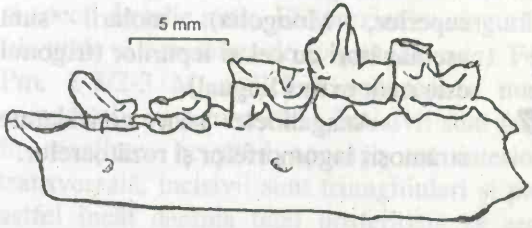


Fig. 209. Insectivora. Falca inferioară de *Batodon*, un posibil insectivor soricomorf don Cretacicul superior (după Clemens, 1973, din R. Carroll, 1988)

Ordinul Insectivora

Insectivorele sunt printre cele mai primitive şi vechi mamifere placentare. Corpul este de mici dimensiuni iar membrele sunt plantigrade sau semiplantigrade, pentadactile. Dintre caracterele de primitivitate menţionăm următoarele: craniul mare în raport cu corpul, plat (lipsit de o boltă curbată) şi cu porţiunea facială alungită, orbitele deschise posterior, osul timpanic este liber, sternul prevăzut cu epistern, lobii olfactivi bine dezvoltaţi şi slaba dezvoltare a neopaliului. Arcada zigomatică adeseori este incompletă prin absenţa osului jugal.

Formula dentară se apropie de cea a placentarelor primitive: 3/3 I, 1/1 C, 4/4 Pm, 3/3 M. Incisivii şi caninii sunt asemănători între ei. Molarii prezintă trei, patru sau cinci tuberculi conici, ascuţiţi şi uniţi în creste în formă de V sau W. Dentiţia de lapte persistă timp îndelungat; acest caracter, ca şi curbura accentuată spre interior a mandibulei, apropie insectivorele de marsupiale. Femurul prezintă un al treilea trochanter.

Cele mai vechi insectivore datează din Cretacicul superior, când s-au individualizat principalele subordine de insectivore (Fig. 209). Primele cârtiţe (Familia Talpidae) apar în Eocen. Strămoşi ai chiţcanilor (*Prosarcodon*) se cunosc din Paleocenul inferior iar ai aricilor (*Paranyctoides*) încă din Cretacicul superior.

Ordinul Anagalida

Cuprinde placentare primitive, asemănătoare iepurilor, din Paleogenul Asiei de Est. Molarii, largi, indică un regim alimentar erbivor.

Anagale (Fig. 210) (Oligocen), genul cel mai bine cunoscut, are un craniu mic, cu orbitele deschise posterior (deşi există un puternic proces

postorbitar). Dentiția este completă și prezintă asemănări cu cea de la *Zalambdalestes*. Proporțiile membrelor nu indică specializări la sărit (spre deosebire de *Zalambdalestes*) iar tibia și fibula nu sunt fuzionate. Astragalul și calcaneul se aseamănă cu cele de la lagomorfe.

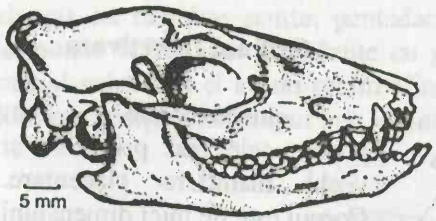


Fig. 210. *Anagale* din Oligocenul Mongoliei (după Simpson, din R. Carroll, 1988).

La genul *Pseudictops* (Paleocen superior, Mongolia), molarii sunt asemănători cu cei ai iepurilor (trigonul este mult extins lingual).

Anagalidele sunt considerate strămoșii lagomorfelor și rozătoarelor.

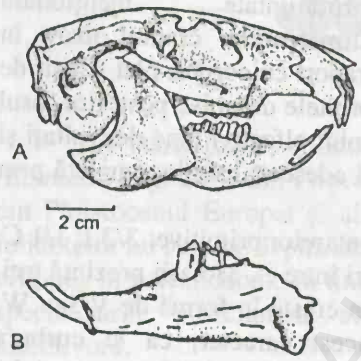


Fig. 211. Lagomorpha. A – *Palaeolagus*, Oligocen – craniu; B – *Lepus valdarnensis*, Cuaternar (A după Wood, 1940, din R. Carroll, 1988; B din V. Barbu, 1968).

Ordinul Lagomorpha

Sunt mamifere rozătoare de talie relativ mare, care prezintă două perechi de incisivi pe falca superioară (de unde și denumirea de *duplicidentata*); Formula dentară este: 2/1 I, 0/0 C, 3/2 Pm, 3/3 M. Incisivul al doilea superior este mai mic decât primul incisiv superior. Între incisivi și premolari se află o diastemă largă, ca la rozătoare. Incisivii au creștere continuă, fiind acoperiți cu smalț pe toată suprafața. Premolarii și molarii au, de asemenea, creștere continuă și sunt lipsiți de rădăcini la formele actuale; coroana acestora este înaltă, comprimată antero-posterior și separată de un șanț longitudinal adânc în două coloane. Mandibula se mișcă mai mult în direcție transversală (nu înainte-înapoi ca la rozătoare).

Lagomorfele provin din anagalide. Primele forme de lagomorfe au fost semnalate în Paleocenul Chinei. Începând din Eocen se cunosc diferite genuri de lagomorfe din Asia și America de Nord (*Palaeolagus*, Oligocen inferior-Miocen inferior, America de Nord – Fig. 211-A); în Oligocen, lagomorfele pătrund în Europa iar în Miocen în Africa. Genul actual *Lepus* (Fig. 211-B) datează din Pliocenul inferior al Europei.

Ordinul Rodentia

Rozătoarele constituie cel mai numeros grup de placentare actuale (circa 30% din totalul placentarelor actuale), cu regim alimentar vegetarian sau omnivor. Majoritatea sunt animale de talie mică sau chiar foarte mică, dar există şi specii de talie mare. Ele prezintă o singură pereche de incisivi pe fiecare falcă (de unde şi denumirea de *simplicidentata*). Formula dentară, 1/1 I, 0/0 C, 0-2/0-1 Pm, 2-3/2-3 M, indică o reducere a numărului premolarilor şi molarilor comparativ cu lagomorfele. Incisivii sunt foarte alungiţi, curbaţi şi adânc înfipţi în maxilare, ocupând aproape tot interiorul fălcii inferioare. În secţiune transversală, incisivii sunt triunghiulari şi prezintă smalţ numai pe faţa labială, astfel încât dentina feţei posterioare se erodează mai repede şi formează o muchie tăioasă de smalţ (Fig. 212-A); ei au creştere continuă. Între incisivi şi premolari se află o diastemă lungă. Molarii formelor primitive (Paramyidae – *Paramys*, Eocen, Fig. 212-H) sunt brevidonţi, cu tuberculi bunodonţi, puţini la număr. Cu timpul, molarii au evoluat spre hipsodonţie şi lofodonţie, prezentând un număr variabil de creste transversale înconjurate de smalţ (Fig. 212-G). Marginile molarilor pot prezenta depresiuni mai mult sau mai puţin adânci. La multe genuri premolarii şi molarii au acelaşi aspect (molarizarea premolarilor). Craniul este în general alungit şi puţin înalt, cu orbitele deschise posterior. Mişcarea mandibulei se face dinapoi înainte şi invers. Mişcarea înainte este produsă de muşchiul *pterygoideus* care porneşte de la palat la partea internă a fălcii inferioare şi de muşchiul *maseter*, a cărui porţiune principală îşi are originea în faţa orbitei şi se prinde de faţa externă a fălcii inferioare (Fig. 212-B).

Se cunosc patru modele de inserţie a musculaturii fălcilor (Fig. 212-C-F):

- *protrogomorf*, întâlnit la formele primitive, în care straturile mijlocii şi profunde ale maseterului se prind de arcul zigomatic;
- *hystricomorf*, întâlnit la porcii spinoşi, în care maseterul profund trece prin foramenul infraorbital pentru a se ataşa de laturile fălcii superioare, în faţa orbitelor;
- *sciuromorf*, întâlnit la veverite şi la alte forme, în care maseterul mijlociu se prinde în faţa orbitei;
- *myomorf*, întâlnit la şobolani şi şoareci, în care maseterul mijlociu se prinde în faţa orbitei (ca la sciuromorfe) iar maseterul profund trece prin interiorul spaţiului orbital şi prin interiorul foramenului intraorbital.

Cele patru modele de inserţie musculară se pare că au apărut în mod independent, de mai multe ori, în grupul rozătoarelor.

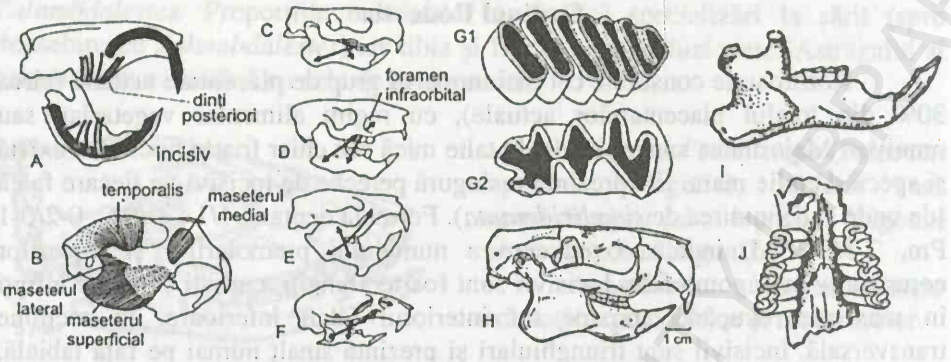


Fig. 212. Rodentia. A – secțiune sagitală prin craniu pentru a se vedea lungimea mare a dinților; B – principalii mușchi masticatori la porcul spinos *Erethizon*; C-F – principalele moduri de dispoziție a mușchilor masticatori la rozătoare: C – *protrogomorf*; D – *hystricomorf*; E – *sciuromorf*; F – *myomorf*; G – dentiția lofodontă a unor rozătoare din Pleistocen: G1 – premolarul 1 superior la *Elasmodontomys obliquus*; G2 – molarul 2 inferior la *Goniodontomys disjunctus*; B – modul de acțiune a mușchilor maseteri la rozătoarele miomorfe (indicat prin săgeți); H – *Paramys*, Eocen, cu falcă protrogomorfă; I – *Arctomys bobac*, Cuaternar J – *Castor fiber*, Cuaternar (A – F după M. Benton, 2000; G după J. Piveteau, 1958; B după P. Grassé, 1968; H din M. Filipescu, 1971; I și J din V. Barbu, 1968).

Ca și lagomorfele, rozătoarele se pare că provin din anagalide, în timpul Paleocenului superior și Eocenului (în Asia). În Terțiar ele se diversifică în numeroase familii și specii, cu o viteză de evoluție foarte mare. De exemplu genul *Microtus* a dat naștere la 217 specii și subspecii în America de Nord, în mai puțin de 1,5 milioane ani (Chaline, 1977). În America de Sud sunt înregistrate 30 de genuri cu 180 de specii de cricetide apărute în ultimii 3,5 milioane ani iar în Africa peste 100 de specii de muride apărute în ultimii 10,5 milioane ani (Jacobs, 1984).

Rozătoarele cuprind mamifere terestre, subterane, arboricole, amfibii, răspândite de la ecuator până în zonele polare, precum șoarecii, șobolanii, popândăii, hârciogii, pârșii, orbeții, castorii, porcii spinoși, veveriţele și altele. Cel mai mare rozător cunoscut a fost un caviomorf gigantic, de mărimea unui rinocer mic, numit *Telicomys* (Miocen superior-Pliocen superior, America de Sud), înrudit cu actualul capibara.

Dintre rozătoarele dispărute recent de pe teritoriul României, amintim castorul (*Castor fiber,* Fig. 212-J) și marmota de stepă (*Arctomys bobac,* Fig. 212-I).

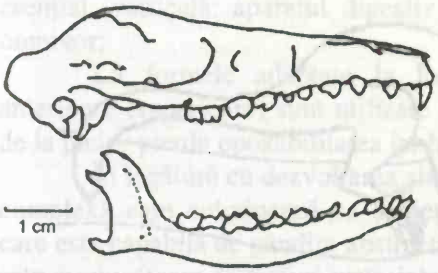


Fig. 213. *Elephantulus* un macroscelid din Pliocen superior-Actual, Africa (după Lawlor, 1979, din R. Carroll, 1988).

Ordinul Macroscelidea

Cuprinde „şoarecii cu trompă" care, alături de tupaide, au fost mult timp clasificaţi printre insectivore pe baza caracterelor anatomice generale de primitivitate. Macroscelidele sunt mamifere cu regim alimentar insectivor, de mărimi cuprinse între cea a unui şoarece până la cea a unui iepure; ele prezintă un bot alungit şi flexibil, caracteristic, şi o coadă lungă. Membrele posterioare sunt mult mai lungi decât cele anterioare, cu tibia şi fibula fuzionate. Degetul mare, la ambele perechi de membre, este redus sau absent. Craniul (Fig. 213) este primitiv, prin absenţa barei postorbitare, iar dentiţia păstrează o formulă primitivă: 1-3/3 I, 1/1 C, 4/4 Pm, 2/2-3 M. Molarii, iniţial brevidonţi, devin, începând cu formele miocene, hipsodonţi şi cu aspect prismatic, ca la rozătoarele erbivore.

Toate formele, actuale şi fosile, sunt cunoscute numai din Africa. Cercetările filogenetice mai noi (Novacek, 1982, 1984 *et al.*) relevă afinităţi ale macroscelidelor cu anagalidele, lagomorfele şi rozătoarele. Cele mai vechi macroscelide se cunosc din Oligocenul mediu (*Metoldobotes*) dar grupul probabil s-a individualizat începând cu Eocenul superior. Deşi prezintă afinităţi cu anagalidele, care sunt forme asiatice, se pare că macroscelidele au evoluat dintr-un stoc african de eutherieni primitivi, distinct de grupele asiatice.

Ordinul Scandentia

Acest ordin cuprinde tupaidele actuale, care trăiesc în Asia de Sud-Est, şi strămoşii lor. Tupaidele sunt animale arboricole, asemănătoare unor veveriţe, care diferă puţin în ceea ce priveşte proporţiile craniului şi dentiţia de eutherienii din Cretacicul superior. Fosile posibile de Scandentia se cunosc din Eocen (China). Prin unele caractere, tupaidele se apropie de primate: orbite închise posterior (Fig. 214-A), degetul mare opozabil, creier relativ mare, cu regiunea olfactivă redusă. Fosile ale genului actual *Tupaia* (Fig. 214-B) se cunosc din Pliocenul Asiei de Sud-Est.

Mult timp tupaidele au fost clasificate printre insectivore, cu care se înrudesc, dar cercetări mai noi (Luckett, 1980) le plasează într-un ordin propriu.

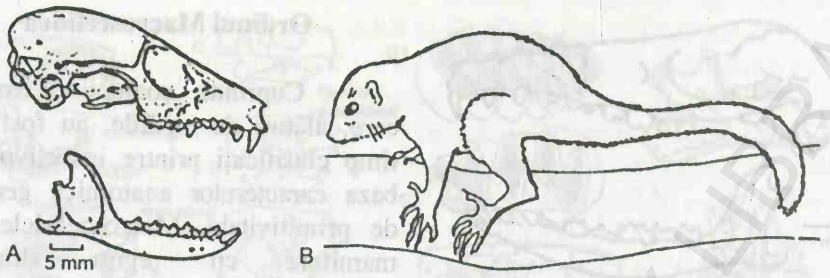


Fig. 214. Scandentia. A – craniu de *Ptilocercus*, un tupaid actual ; B – *Tupaia minor*, Actual (A după Gregory, din R. Carroll, 1988 ; B după O. Necrasov, 1971)

Ordinul Primates

Primatele reprezintă un grup vechi de placentare, cunoscut încă din Cretacicul superior. În fauna actuală există 185 de specii care se remarcă prin agilitatea cu care se deplasează în arbori, dezvoltarea creierului şi a văzului, şi grija deosebită manifestată pentru pui. La origine, primatele au fost forme arboricole, mod de viaţă pe care l-a păstrat majoritatea speciilor dar, unele, printre care şi omul, s-au adaptat la viaţa terestră. Specializarea arboricolă a dus la mai multe schimbări adaptative:

- clavicula bine dezvoltată;
- articulaţia umărului permite o mare mobilitate a membrelor anterioare în toate direcţiile; separarea constantă a radiusului şi cubitusului, între care se află un spaţiu interosos, şi articulaţia cotului, permit mişcări ample de pronaţie şi supinaţie;
- păstrarea a câte cinci degete funcţionale la ambele perechi de membre; degetul I devine opozabil, fapt care a permis prehensibilitatea labelor; degetele sunt prevăzute cu unghii în loc de gheare; membrele sunt plantigrade;
- dezvoltarea simţului vizual şi auditiv. Orbitele sunt închise posterior şi aşezate frontal, fapt care permite vederea stereoscopică; orbitele sunt despărţite de fosa temporală printr-un inel osos sau printr-un perete continuu;
- craniul are tendinţa de creştere a capacităţii sale datorită dezvoltării mari a telencefalului (emisferele cerebrale), şi, corelativ, maxilarele au tendinţa de reducere; volumul relativ mare al creierului la primate este legat de complexitatea mişcărilor şi acuitatea simţurilor în condiţiile specializării la viaţa arboricolă;
- formula dentară cuprinde, de regulă, 2/2 I, 1/1 C, 2-3/2-3 Pm, 3/3 M. Dentiţia este de tip bunodont, cu un număr redus de tuberculi pe molari. Premolarii sunt bituberculaţi şi nemolarizaţi. Mişcarea mandibulei este, în mod

esenţial, verticală; aparatul digestiv este adaptat la un regim vegetarian sau omnivor;

La formele adaptate la locomoţia bipedă (hominidele), membrele anterioare (superioare) sunt utilizate şi la manipularea de obiecte, degetul mare de la picior pierde opozabilitatea iar bazinul se lărgeşte.

În legătură cu dezvoltarea sistemului nervos, primatele au o viaţă socială complexă care culminează cu societatea omenească. Omul este singura fiinţă care este capabilă de gândire abstractă, conştiinţă de sine, limbaj articulat şi care este producătoare de bunuri materiale.

Originea primatelor nu este clarificată; ele ar putea deriva din eutherieni primitivi, cu molari de tip *Cimolestes*. Eutherienii cei mai apropiaţi filogenetic de primate sunt cei din ordinele Scandentia, Chiroptera şi Dermoptera.

Clasificare. Primatele se împart în patru subordine: Plesiadapiformes, Lemuriformes, Tarsiiformes şi Anthropoidea (Tab. 10).

Sunt propuse mai multe sisteme de clasificare a primatelor. Majoritatea autorilor consideră că primatele se împart în patru subordine: Plesiadapiformes, Lemuriformes, Tarsiiformes şi Anthropoidea. Alţi autori (Szalay & Delson, 1979) grupează lemurienii şi formele înrudite dispărute în Subordinul Strepsirhini iar tarsienii şi antropoideele în Subordinul Haplorhini. La strepsirhini, nările sunt în formă de virgulă iar sub ele se află o regiune mediană a buzei superioare lipsită de peri dar bogată în glande – *rhinarium* – ce prezintă la mijloc un şanţ longitudinal (Fig. 216-A). La haplorhini, nările sunt ovale, cu marginile întregi şi lipsite de *rhinarium*. În sfârşit, o altă clasificare include Lemuroidea şi Tarsioidea în Subordinul Prosimii, celelalte primate, în afară de plesiadapiforme, fiind incluse în subordinul Anthropoidea. În ceea ce priveşte clasificarea primatelor superioare, există orientări diferite, după cum se va vedea în continuare.

Relaţiile filogenetice dintre principalele grupe de primate sunt prezentate în figura 215.

Subordinul Plesiadapiformes. Cuprinde forme exclusiv fosile, din Cretacicul superior şi Paleogen, de talie mică, cu unele caractere ce le apropie de tupaide: craniul facial alungit, incisivi spatuliformi dezvoltaţi (ca la rozătoare), orbite deschise posterior, degete terminate cu gheare, molarii cu tuberculi rotunjiţi şi contur pătratic. Formula dentară la *Purgatorius*, o formă din Paleocenul inferior al Europei (şi posibil din Cretacicul superior al Americii de Nord), este: 3/3 I, 1/1 C, 4/4 Pm, 3/3 M. La alte forme (*Palaechton*, Paleocen mediu), al treilea incisiv şi primul premolar dispar iar caninii sunt relativ scurţi. Dinţii se dispun în şir continuu, fără diasteme.

Genul cel mai bine cunoscut este *Plesiadapis* (Fig. 216-B) (Paleocen superior-Eocen inferior, Europa şi America de Nord), de la care se cunoaşte aproape întreg scheletul. Orbitele sunt mari dar situate lateral (caracter de primitivitate). În ceea ce priveşte modul de viaţă, unii autori consideră că

Plesiadapis era predominant o formă terestră iar alţii că era adaptat la o locomoţie arboricolă (avea gheare puternice, adaptate la cățărat). Plesiadapiformele dispar la sfârşitul Eocenului.

Prin unele caractere ale craniului şi ale membrelor, plesiadapiformele se apropie de dermoptere.

Tabelul 10. Clasificarea primatelor prezentate în text (Ordinul Primates)

Subordinul	Infraordinul	Suprafamilia	Familia	Genul
PLESIADAPIFORMES		Plesiadapoidea	Plesiadapidae	*Plesiadapis*
LEMURIFORMES		Adapioidea	Adapidae	*Adapis, Smilodectes, Notharctus*
		Lemuroidea	Lemuridae	
			Lorisidae	
TARSIIFORMES		Tarsioidea	Omomyidae	*Tetonius*
			Tarsiidae	*Tarsius*
ANTHROPOIDEA	Platyrrhini		Cebidae	*Branisella*
			Atelidae	*Homunculus*
	Catarrhini	Parapithecoidea	Parapithecidae	*Apidium, Parapithecus*
		Cercopithecoidea (= Cynomorpha)	Cercopithecidae	*Prohylobates, Victoriapithecus, Mesopithecus, Dolichopithecus, Macaca, Papio, Cercopithecus*
		Hominoidea (= Anthropomorpha)	Oreopithecidae	*Oreopithecus*
			Pliopithecidae	*Propliopithecus, Aegyptopithecus, Aeolopithecus, Dendropithecus, Limnopithecus Pliopithecus*
			Hylobatidae	*Hylobates*
			Pongidae	*Proconsul, Dryopithecus, Sivapithecus (=Ramapithecus), (Kenyapithecus), Gigantopithecus, Pongo, Gorilla, Pan*
			Hominidae	*Australopithecus, Homo*

BCU IASI/CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

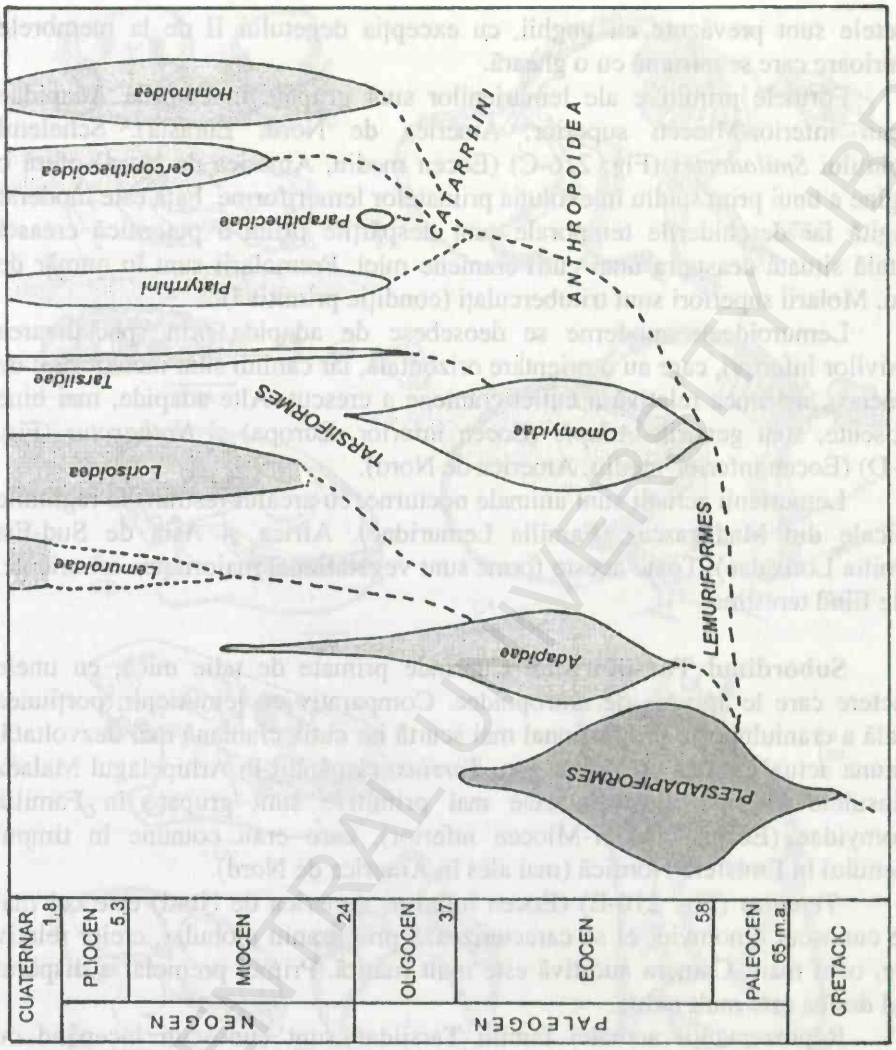


Fig. 215. Filogenia primatelor (bazat pe R. Carroll, 1988).

Subordinul Lemuriformes. Sunt primate primitive, de talie mică sau mijlocie, de la cea a unui şoarece până la cea a unei vulpi. Craniul este alungit, cu un grad de *cefalizare* superior celorlalte placentare (creşterea volumului encefalului în raport cu acela al corpului). Orbitele sunt total sau parţial închise posterior şi sunt orientate, în bună măsură, lateral (oblice). Canalul lacrimal se deschide înaintea orbitelor. Formula dentară este următoarea: 2/2 I, 1/1 C, 3/3 Pm, 3/3 M. Incisivii superiori sunt aplecaţi înainte (proclivi). Gambele sunt mai lungi decât braţele. Degetul mare este opozabil la ambele perechi de membre.

Degetele sunt prevăzute cu unghii, cu excepția degetului II de la membrele posterioare care se termină cu o gheară.

Formele primitive ale lemurienilor sunt grupate în Familia Adapidae (Eocen inferior-Miocen superior, America de Nord, Eurasia). Scheletul adapidului *Smilodectes* (Fig. 216-C) (Eocen mediu, America de Nord) oferă o imagine a unui prim stadiu în evoluția primatelor lemuriforme. Fața este moderat alungită iar deschiderile temporale sunt despărțite printr-o puternică creastă sagitală situată deasupra unei cutii craniene mici. Premolarii sunt în număr de patru. Molarii superiori sunt trituberculați (condiție primitivă).

Lemuroideele moderne se deosebesc de adapide prin specializarea incisivilor inferiori, care au o orientare orizontală, iar caninii sunt incisiformi; de asemenea, mărimea relativă a cutiei craniene a crescut. Alte adapide, mai bine cunoscute, sunt genurile *Adapis* (Eocen inferior, Europa) și *Notharctus* (Fig. 216-D) (Eocen inferior-mediu, America de Nord).

Lemurienii actuali sunt animale nocturne, cu arealul restrâns la regiunile tropicale din Madagascar (Familia Lemuridae), Africa și Asia de Sud-Est (Familia Lorisidae). Toate aceste forme sunt vegetariene, majoritatea arboricole, unele fiind terestre.

Subordinul Tarsiiformes. Cuprinde primate de talie mică, cu unele caractere care le apropie de antropoidee. Comparativ cu lemurienii, porțiunea facială a craniului este proporțional mai scurtă iar cutia craniană mai dezvoltată. În fauna actuală există un singur gen, *Tarsius,* răspândit în Arhipelagul Malaez și Insulele Filipine. Formele cele mai primitive sunt grupate în Familia Omomyidae (Eocen inferior-Miocen inferior), care erau comune în timpul Eocenului în Emisfera Nordică (mai ales în America de Nord).

Tetonius (Fig. 216-E) (Eocen inferior, America de Nord) este cel mai bine cunoscut omomyid; el se caracterizează prin craniu globular, creier relativ mare, ochi mari. Camera auditivă este mult mărită. Primul premolar a dispărut iar al doilea este mult redus.

Reprezentanții actualei familii Tarsiidae sunt cunoscuți începând cu Oligocenul Africii de Nord. Genul actual *Tarsius* (Fig. 216-F), care are aproape 15 cm lungime, prezintă un amestec de caractere arhaice (comune cu lemurienii și chiar cu insectivorele) și caractere specifice primatelor superioare. Din prima categorie sunt de menționat: incisivii verticali, molarii de tip tribosfenic, degetele II și III ale membrelor posterioare terminate cu gheare, restul degetelor având unghii.

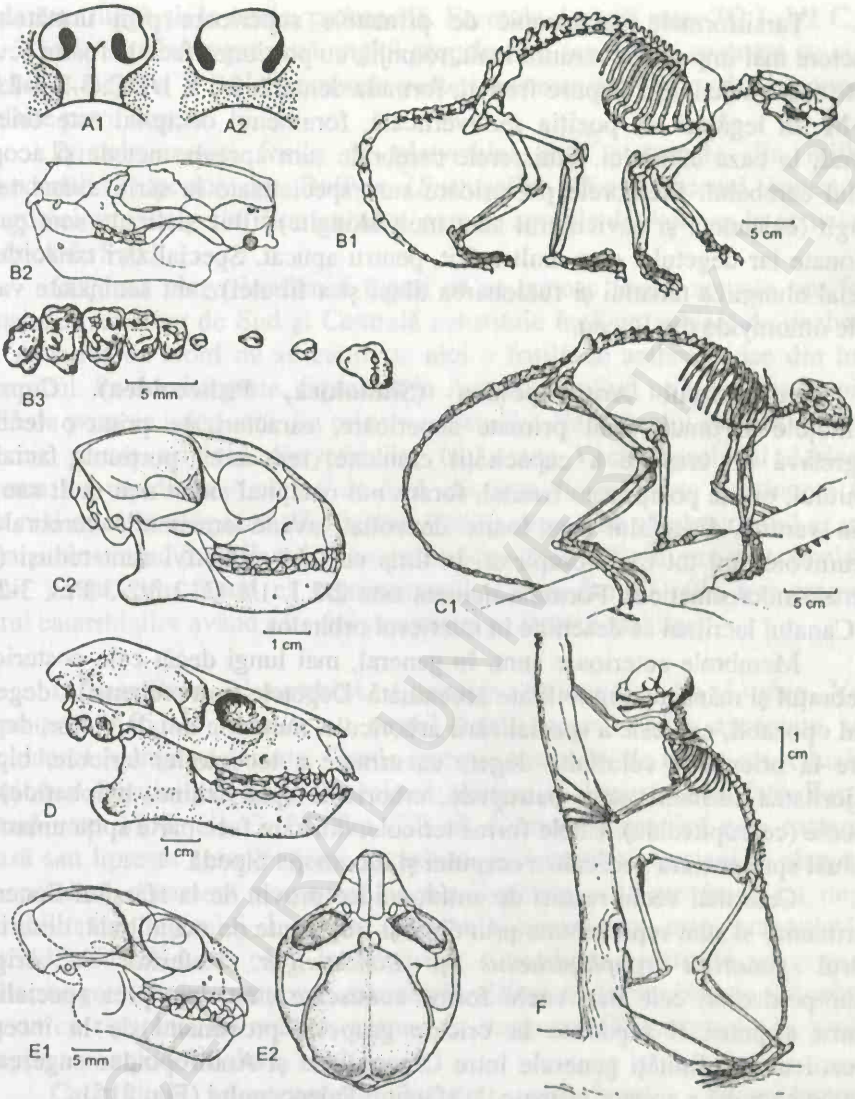


Fig. 216. Primates. Plesiadapiformes. A – forma nărilor la strepsirini (A1) şi haplorini (A2); B – *Plesiadapis*, Paleocen superior: scheletul (B1); craniul văzut lateral (B2); seria dentară superioară (B3); **Lemuriformes.** C – *Smilodectes*, Eocen mediu: scheletul (C1) şi craniul văzut lateral (C2); D – *Notharctus*, Eocen – craniul văzut lateral; **Tarsiiformes.** E – *Tetonius*, Eocen inferior: craniul văzut lateral (E1) şi dorsal (E2); F – schelet de *Tarsius*, Actual (A după O. Necrasov, 1971; B1 şi C1 după Simons, 1964, din R. Carroll, 1988; B2 din O. Necrasov, 1971; B3 după Simpson, din A. S. Romer, 1966; C2 după Szalay şi Delson, 1979; D după Gregory, din A. S. Romer, 1966; E după Szalay, 1976, din R. Carroll 1988; F după Le Gros Clark, 1959, din R. Feustel, 1983).

Tarsiiformele se apropie de primatele superioare prin următoarele caractere mai importante: craniu înalt, rotunjit, cu porţiunea facială foarte scurtă; orbite extrem de largi, dispuse frontal; formula dentară: 2/1 I, 1/1 C, 3-2/3-2 Pm, 3/3 M. În legătură cu poziţia semiverticală, foramenul occipital este orientat ventral, la baza craniului. Emisferele cerebrale sunt aproape netede şi acoperă parţial cerebelul. Membrele posterioare sunt specializate la sărit, având tarsul alungit (calcaneul şi navicularul sunt mult alungite); tibia şi fibula sunt parţial fuzionate iar degetul I este mult mărit, pentru apucat. Specializări tarsioide (în special alungirea tarsului şi fuzionarea tibiei şi a fibulei) sunt semnalate vag la unele omomyide din Eocen.

Subordinul Anthropoidea (Simioidea, Pithecoidea). Cuprinde maimuţele şi omul. Sunt primate superioare, caracterizate printr-o tendinţă progresivă de creştere a capacităţii craniene, reducerea porţiunii faciale a craniului, orbite poziţionate frontal, foramenul occipital situat mai mult sau mai puţin ventral. Encefalul este foarte dezvoltat, având emisferele cerebrale cu circumvoluţiuni tot mai complexe, în timp ce lobii olfactivi sunt reduşi (sunt animale microsmatice). Formula dentară este 2/2 I, 1/1 C, 2-3/2-3 Pm, 3-2/3-2 M. Canalul lacrimal se deschide în interiorul orbitelor.

Membrele anterioare sunt, în general, mai lungi decât cele posterioare; antebraţul şi mâna au o mobilitate accentuată. Degetele sunt prehensile, degetul I fiind opozabil, expresie a specializării arboricole; numai la om, la picior, degetul mare ia orientarea celorlalte degete ca urmare a locomoţiei tericole, bipede. Majoritatea formelor sunt patrupede, arboricole (platyrrhine, hylobatide) sau tericole (cercopitecide). Unele forme tericole, din care face parte spiţa umană, au evoluat spre postura verticală a corpului şi locomoţia bipedă.

Cele mai vechi resturi de anthropoidee provin de la sfârşitul Eocenului (Birmania) şi sunt reprezentate prin dinţi şi fragmente de mandibulă, descrise în cadrul genurilor *Amphipithecus* şi *Pondaungia*. Referitor la originea anthropoideelor, cele mai vechi forme cunoscute sunt deja prea specializate, pentru a putea fi raportate la oricare grup de prosimieni de la începutul Neozoicului. Afinităţi generale între Omomyidae şi Anthropoidae sugerează o origine comună a acestor primate, la sfârşitul Paleocenului (Fig. 215).

Subordinul Anthropoidea se împarte în două infraordine: Platyrrhini şi Catarrhini.

Infraordinul Platyrrhini. Cuprinde în exclusivitate maimuţele din Lumea Nouă (America de Sud şi Centrală). Denumirea grupului se leagă de faptul că septul nazal este plat, nările fiind larg depărtate şi orientate lateral. Sunt maimuţe de talie mică sau mijlocie, arboricole, cu pilozitatea bine dezvoltată;

coada este lungă şi, la unele, prehensilă. Formula dentară este: 2/2 I, 1/1 C, 3/3 Pm, 3/3 M. Membrele prezintă unghii propriu-zise sau unghii carenate cu aspect de gheare; degetul V de la membrele posterioare este puţin opozabil în raport cu celelalte patru degete.

Primele resturi fosile de platyrrhini sunt cunoscute din mijlocul Oligocenului superior din Bolivia (*Branisella*). Din Miocenul superior al Patagoniei provine genul *Homunculus,* care se apropie de Aotinae-le actuale din America de Sud.

Originea platyrrhinilor şi faptul că se cunosc forme actuale sau fosile numai din America de Sud şi Centrală constituie încă un subiect de dezbatere. Din America de Nord nu se cunoaşte nici o fosilă de anthropoidee din întreg Neozoicul. Pe de altă parte, faptul că în America de Sud nu se cunoaşte nici o fosilă de primate inferioare din oricare perioadă a Neozoicului este un argument puternic pentru originea platyrrhinilor în Lumea Veche (probabil Africa) şi trecerea lor rapidă în America de Sud, distanţa dintre aceste continente fiind mult mai mică în Oligocen. Hoffstetter (1980) sugerează că platyrrhinii ar putea fi mai strâns înrudiţi cu Familia Parapithecidae (Fig. 208), dintre anthropoideele Lumii Vechi, prin faptul că reprezentanţii acestei familii reţin trei premolari (restul catarrhinilor având câte doi premolari pe fiecare maxilar).

Infraordinul Catarrhini. Cuprinde maimuţele din Lumea Veche (Eurasia şi Africa). Acestea au septul nazal îngust, nările apropiate şi cu deschiderea îndreptată înainte. Coada este neprehensilă, de multe ori redusă, iar pilozitatea corpului mai puţin dezvoltată, tinzând să dispară de pe faţă. Formula dentară este 2/2 I, 1/1 C, 2/2 Pm, 3/3 M. Camera timpanică este extrem de redusă sau lipseşte complet (spre deosebire de lemurieni, tarsieni şi platyrrhini care prezintă o cameră timpanică mică). Degetele sunt prevăzute cu unghii; opozabilitatea degetului I de la membrele posterioare este accentuată, la hominide reducându-se până la dispariţie. Catarrhinii constituie un grup mai puţin omogen (forme patrupede arboricole alături de forme bipede tericole); ei au avut cu siguranţă un strămoş comun, la începutul Oligocenului (cu posibila excepţie a parapithecidelor).

Catarrhinii se grupează în trei suprafamilii: Parapithecoidea, Cercopithecoidea şi Hominoidea.

Suprafamilia Parapithecoidea. Include două genuri, *Parapithecus* (Fig. 217-A) şi *Apidium,* din Oligocenul mediu al Egiptului, încadrate în Familia Parapithecidae. Ele reţin, spre deosebire de restul catarrhinilor, numărul de trei premolari. Aceste forme ar putea reprezenta relicte ale stocului de bază al anthropoideelor, fiind considerate mai strâns înrudite cu catarrhinii ulteriori decât cu Cercopithecoidea.

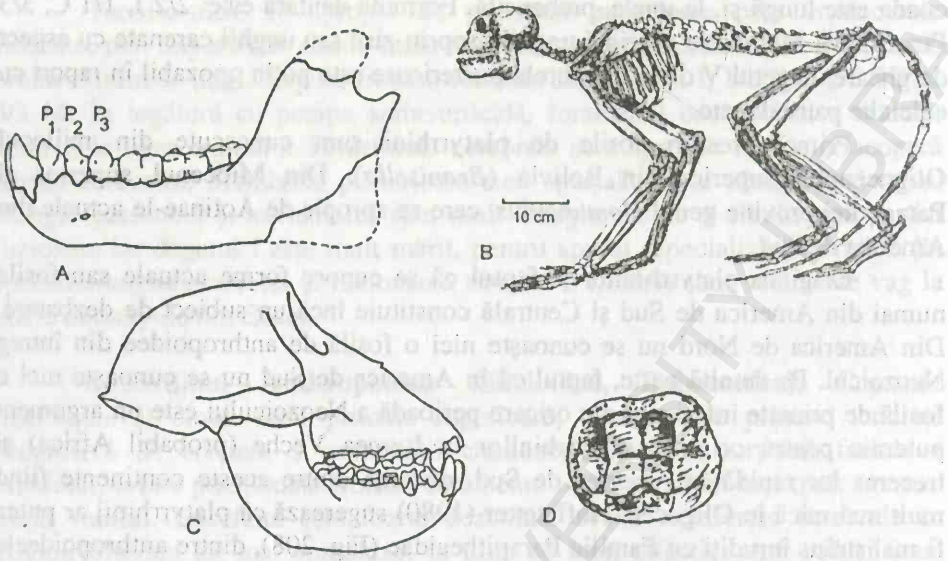


Fig. 217. Catarrhini. Parapithecoidea. A – *Parapithecus fraasii*, Oligocen – falca inferioară; **Cercopithecoidea.** B – *Mesopithecus pentelicii*, Miocen superior – scheletul reconstituit; C – *Dolichopithecus arvernensis*, Pliocen – craniul văzut lateral; D – molarii bilofodonți ai cercopitecilor (*Dolichopithecus*) (A–C din O. Necrasov, 1971; D după R. Carroll, 1988).

Suprafamilia Cercopithecoidea. Aici sunt cuprinse maimuțele cu coada dezvoltată (lat. *cercus* – coadă; gr. *pithecos* – maimuță) dar care poate lipsi uneori, cu fața mult alungită, ca de câine, motiv pentru care se mai numesc Cynomorpha (gr. *cynos* – câine; *morphe* – formă). Pe fiecare falcă sunt prezenți numai doi premolari. Molarii sunt bilofodonți (Fig. 217-D). Caracteristică este *locomoția mixtă:* brahiație (salturi cu ajutorul brațelor) plus mers patruped terestru. Au calozități fesiere; membrele anterioare sunt mai lungi decât cele posterioare. Musculatura feței nu permite mimica. Majoritatea speciilor sunt incluse în Familia Cercopithecidae (cercopiteci).

Cei mai vechi reprezentanți ai acestei suprafamilii sunt cunoscuți din Miocenul inferior al Africii de Nord (*Prohylobates*) și Africii de Est (*Victoriapithecus*). Din Miocenul superior al Greciei este cunoscut genul *Mesopithecus* (Fig. 217-B), o formă cu caractere intermediare celor două subfamilii de cercopithecide: Semnopithecinae și Cercopithecinae. Din Pliocen se cunosc reprezentanți fosili ai celor două subfamilii; dintre Semnopithecinae mai important este genul *Dolichopithecus* (Europa) (Fig. 217-C). Cercopitecinele se diferențiază în două grupe: cele cu botul scurt de tip *Macaca* (Miocen superior-Actual, Africa; Pliocen, Europa; Pliocen superior-Actual,

Asia) şi cele cu botul lung de tip *Papio* (Pliocen superior-Pleistocen inferior, Africa de Sud). Actualul gen *Cercopithecus* datează din Pliocenul superior al Africii.

Suprafamilia Hominoidea (=Anthropomorpha). În acest grup sunt incluse primate superioare, arboricole sau terestre, patrupede sau bipede, şi lipsite de coadă. Craniul este mai puţin proeminent anterior, comparativ cu cercopithecidele, trunchiul relativ scurt, membrele anterioare foarte alungite. Dentiţia este puţin diferenţiată, cu caninii dezvoltaţi, iar la cele inferioare, incisivii superiori sunt orientaţi înainte (proclivi). Molarii sunt largi, de formă pătratică.

Reprezentanţii acestei suprafamilii sunt cunoscuţi din Miocenul inferior al Africii de Est, având o vechime de circa 22-25 milioane ani, şi se grupează în următoarele familii: Oreopithecidae, Pliopithecidae, Hylobatidae, Pongidae şi Hominidae. Relaţiile filogenetice dintre aceste familii de antropomorfe sunt prezentate în figurile 220 şi 222.

Familia Oreopithecidae, cu genul *Oreopithecus* (Fig. 218-F) din Miocenul superior şi Pliocenul inferior al Italiei, ocupă o poziţie sistematică aparte. Oreopitecul era un anthropoid de talia unui cimpanzeu, cu neurocraniul destul de voluminos şi faţa foarte puţin prognată. O particularitate deosebit de interesantă este dată de centura pelviană, a cărei formă se apropie mult de bazinul uman. Membrele posterioare sunt relativ scurte, cele anterioare fiind lungi, ca ale unui brahiator (gibon). Dentiţia oreopitecului se aseamănă mult cu cea a genului *Apidium* (parapitecid care a trăit cu 25 de milioane de ani înaintea lui), fapt pentru care oreopitecul a fost considerat o maimuţă cercopithecoidă dar care trăia în mod asemănător gibonilor actuali.

Familia Pliopithecidae. Include antropomorfe care au evoluat pe linia brahiaţiei, dând naştere hilobatidelor actuale (gibonii).

Propliopithecus (Fig. 218-A) (Oligocen mediu, Africa de Nord) este o formă primitivă care, după morfologia dentară şi osoasă, se înscrie pe linia ce duce spre hylobatide şi pongide. *Propliopithecus* şi un alt gen descoperit în bazinul de la Fayum (Egipt), *Aegyptopithecus* (Fig. 218-B) (Oligocen inferior), fac parte dintre cele mai primitive antropomorfe (provin din depozite vechi de 28-34 milioane ani). Aceste genuri ar putea aparţine unui grup care exista înainte de principala diversificare a catarrhinilor (după unele opinii genul *Aegyptopithecus* este sinonimizat cu *Propliopithecus*).

Linia pliopithecidelor se individualizează acum circa 17 milioane ani, când apare *Dendropithecus* (Miocen inferior-mediu, Africa de Est). Acest gen se continuă cu *Limnopithecus* (Fig. 218-C) (Miocen mediu, Africa de Est) şi *Pliopithecus* (Fig. 218-D) (Miocen mediu-superior, Europa). *Pliopithecus* are un craniu asemănător cu cel al gibonilor dar scheletul membrelor şi al trunchiului

este generalizat, membrele anterioare fiind nu cu mult mai lungi decât cele posterioare.

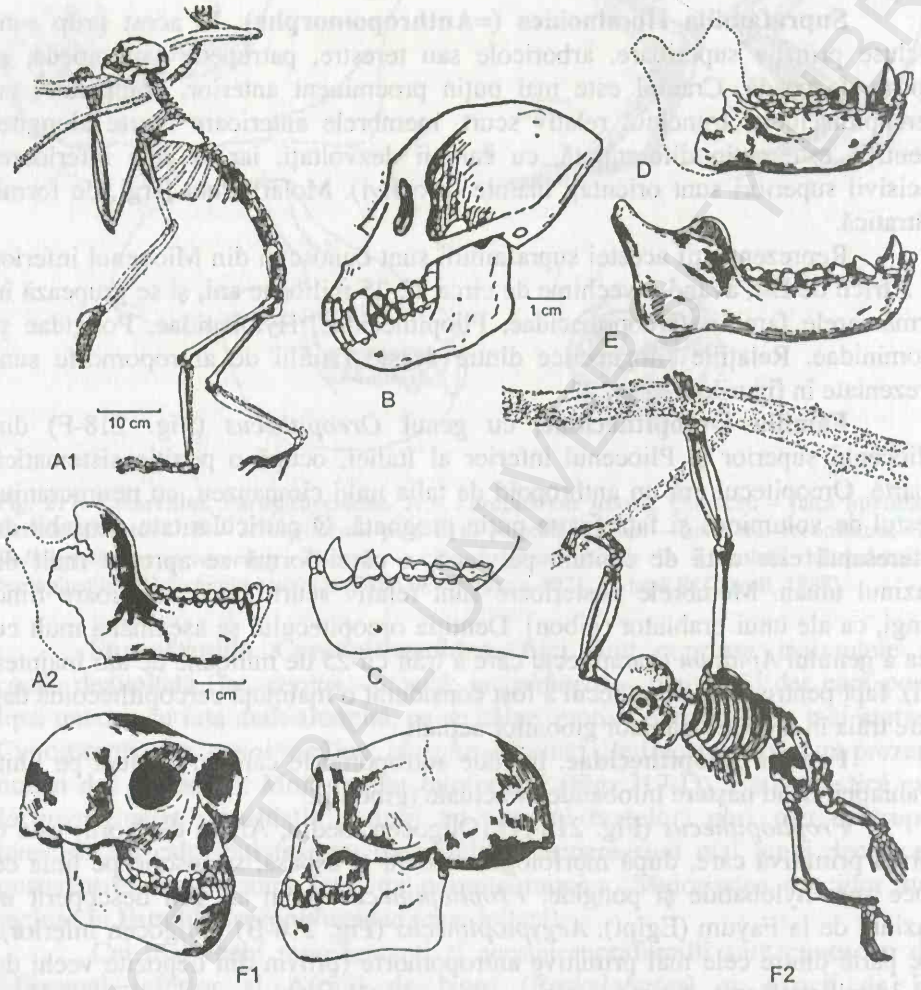


Fig. 218. Hominoidea. Pliopithecidae. A – *Propliopithecus*, Oligocen mediu; scheletul reconstituit (A1) şi falca inferioară (A2); B – *Aegyptopithecus*, Oligocen inferior – craniul în vedere laterală; C – *Limnopithecus*, Miocen inferior – falca inferioară; D – *Pliopithecus*, Miocen mediu-superior – falca inferioară reconstituită; E – gibonul modern (*Hylobates*), falca inferioară; **Oreopithecidae.** F – *Oreopithecus bambolii*, Ponţian: G1 – craniul reconstituit, văzut din două poziţii; G2 – scheletul reconstituit (A şi F după Simons, din O. Necrasov, 1971; C, D, E şi F modificat din O. Necrasov, 1971; B după Simons, din Birdsell, 1972; E după Heberer, din O. Necrasov, 1971).

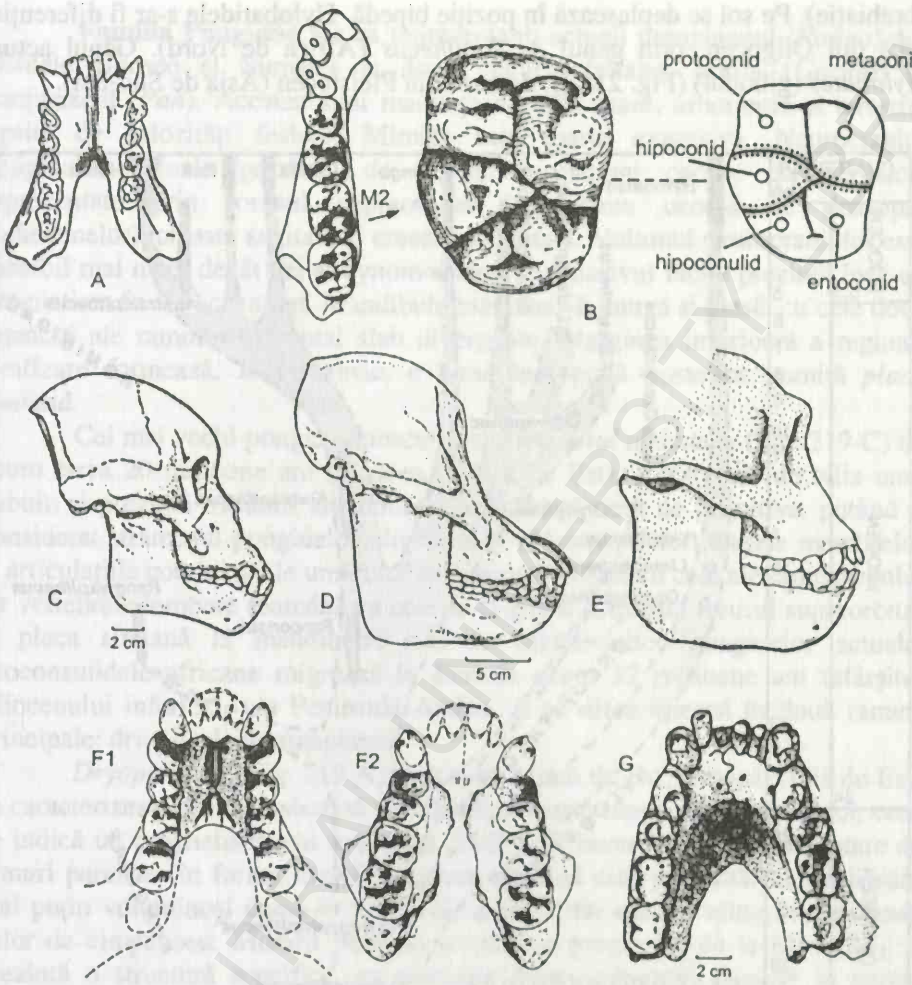


Fig. 219. Hominoidea. Pongidae. A – *Dryopithecus fontani*, Miocen – mandibula; B – modelul driopitecin cu şanţurile dintre tuberculii din partea centrală dispuse în formă de Y; în figură este prezentat al doilea molar de pe falca inferioară şi schema modelului driopitecin; C – *Proconsul*, Miocen – craniul văzut lateral; D – *Sivapithecus*, Miocen superior; E – *Ramapithecus*, Miocen superior; F – *Kenyapithecus wickeri*, Miocen – mandibula reconstituită (F1) şi maxilarul superior (F); G – *Gigantopithecus blacki*; Pliocen superior – mandibula fragmentară (A din V. Barbu, 1968; B după Steitz, 1974, din L. Kämpfe, 1985; C şi D modificat după Pilbeam, 1984, din R. Carroll, 1988; E după Simons, 1977, din R. Feustel, 1983; F după Walker şi Andrews, 1973, din R. Feustel, 1983; G din O. Necrasov, 1971).

Familia Hylobatidae cuprinde gibonii, maimuţe cu membrele anterioare foarte lungi, care servesc la deplasarea prin salturi cu ajutorul braţelor

(brahiație). Pe sol se deplasează în poziție bipedă. Hylobatidele s-ar fi diferențiat încă din Oligocen, prin genul *Aeolopithecus* (Africa de Nord). Genul actual *Hylobates* (gibonul) (Fig. 218-E) datează din Pleistocen (Asia de Sud-Est).

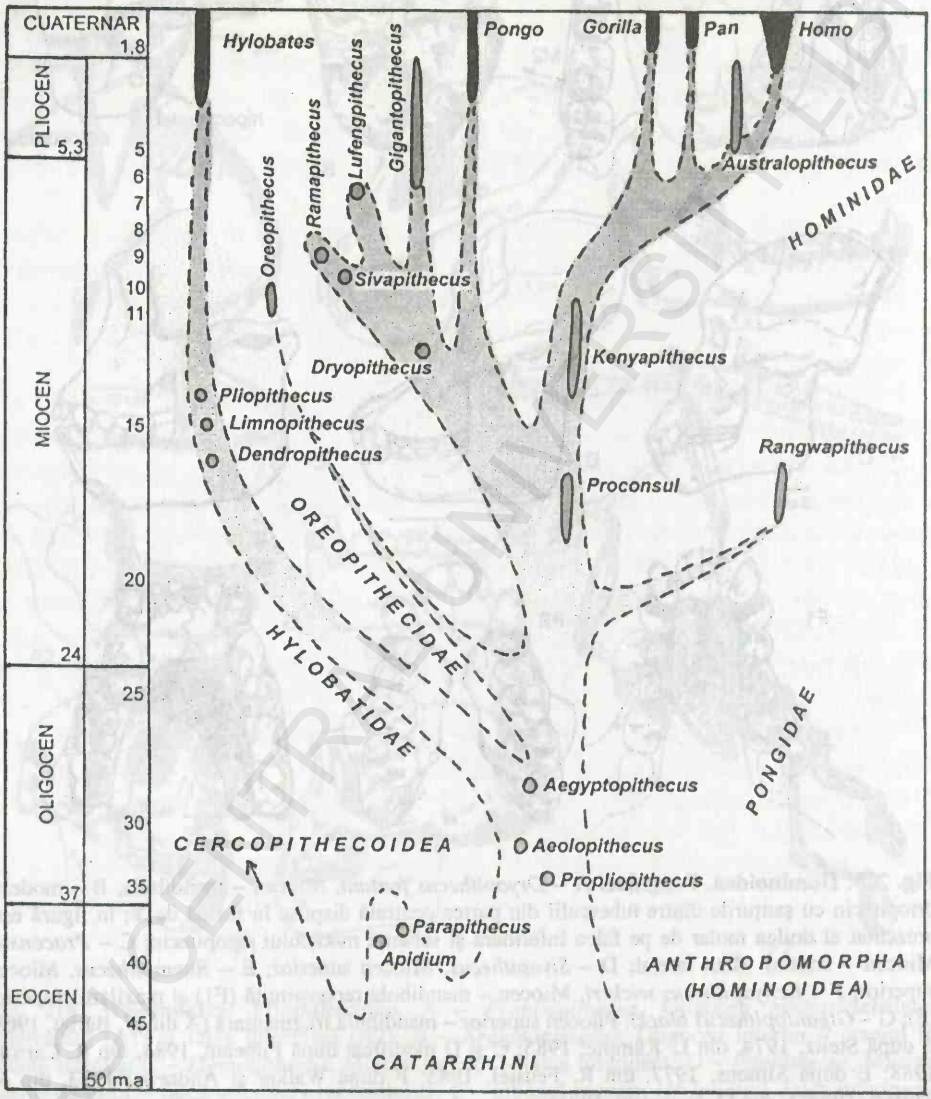


Fig. 220. Filogenia antropomorfelor (bazat pe R. Fléaux, 2000).

Familia Pongidae are ca reprezentanţi actuali urangutanul (*Pongo*) din insulele Borneo şi Sumatra şi două genuri africane: gorila (*Gorilla*) şi cimpanzeul (*Pan*). Acestea sunt maimuţe de talie mare, arboricole şi terestre, lipsite de calozităţi fesiere. Mimica este foarte expresivă. Neurocraniul pongidelor actuale prezintă, de regulă, formaţiuni osoase caracteristice, reprezentate prin torusul supraorbitar (îngroşarea osoasă de deasupra sprâncenelor), creasta sagitală şi creasta occipitală. Volumul neurocraniului este sensibil mai mare decât cel al cynomorfelor, dar masivul facial prezintă încă un prognatism foarte accentuat. Mandibula este masivă, lungă şi joasă, cu cele două jumătăţi ale ramului orizontal slab divergente. Marginea inferioară a regiunii simfizare formează, la Ponginae, o lamă îndreptată posterior numită *placă simiană.*

Cel mai vechi pongid cunoscut este *Proconsul africanus* (Fig. 219-C) de acum circa 20 milioane ani (Miocen, Africa de Est). Acesta era de talia unui babuin şi prezintă trăsături anatomice generale suficient de primitive, putând fi considerat strămoşul pongidelor ulterioare şi al hominidelor. Oasele membrelor şi articulaţiile cotului şi ale umărului sunt asemănătoare cu cele ale cimpanzeului iar vertebrele lombare seamănă cu cele de la gibon. Lipseşte torusul supraorbitar şi placa simiană la mandibulă, atât de caracteristice pongidelor actuale. Proconsulidele africane migrează în Eurasia acum 17 milioane ani (sfârşitul Miocenului inferior), *via* Peninsula Arabia, şi se diferenţiează în două ramuri principale: driopitecii şi ramapitecii.

Dryopithecus (Fig. 219-A) (Miocen, Africa de Est, Europa, Asia de Est) se caracterizează printr-o simfiză mandibulară foarte lungă şi oblică înapoi, ceea ce indică un prognatism mai accentuat decât la *Proconsul.* Arcadele dentare au ramuri parelele (în forma literei U); placa simiană este prezentă. Incisivii sunt mai puţin voluminoşi decât la pongidele actuale dar caninii ating dimensiunea celor de cimpanzeu. Molarii inferiori se măresc progresiv, de la M_1 la M_3, şi prezintă o structură specifică, cu şanţurile dintre tuberculi dispuse în partea centrală în formă de Y (modelul driopitecin) (Fig. 219-B). Acest model dentar se păstrează la pongidele actuale şi la oamenii fosili (şi, uneori, chiar la oamenii actuali). Braţele lungi indică o adaptare la suspensia în arbori. Afinităţile filogenetice în cadrul maimuţelor mari sunt încă viu disputate.

Kenyapithecus (Fig. 219-F) descoperit în Kenya şi vechi de 14 milioane de ani (Miocen mediu) este considerat la baza tuturor maimuţelor mari africane şi asiatice. Avea talia de 1 m şi trăia atât în copaci cât şi pe sol. În unele lucrări acest gen este sinonimizat cu *Ramapithecus* şi *Sivapithecus.*

Sivapithecus (= *Ramapithecus*, Miocen mediu-superior, Asia de Sud, China, Turcia) (Fig. 219-D-E) include pongide care în anii '60-'70 ai secolului al XX-lea erau considerate precursori direcţi ai hominidelor. Maxilarul superior are

formă paraboloidă, ca la om, mandibula este gracilă, incisivii şi caninii sunt relativ reduşi, aceste trăsături fiind apreciate ca avansate. În perioada amintită nu se ştia nimic despre neurocraniu şi scheletul postcranial. Ward & Pilbeam (1983) descrie un nou material cranial ramapitecian care indică o strânsă legătură cu urangutanul actual (*Pongo*). Această concluzie a fost întemeiată pe caractere ale regiunii faciale şi ale membrelor. Ramapitecii au fost, în consecinţă, ataşaţi genului *Sivapithecus* iar asemănările cu omul în ceea ce priveşte dentiţia au fost puse pe seama fenomenului de convergenţă. Sivapitecul era vegetarian, ca şi urangutanul (dinţii posteriori acoperiţi cu smalţ gros).

Gigantopithecus (Fig. 219-G) (Miocen superior-Pleistocen mediu, Asia de Est şi de Sud) este cel mai mare reprezentant al primatelor. Acest pongid, reconstituit după modelul gorilei, avea molarii de două ori mai mari decât ai gorilei şi de şase ori mai mari decât ai omului. Arcadele dentare sunt divergente dar nu de formă paraboloidă ca la om. Prezintă placa simiană la nivelul simfizei mandibulare. Gigantopitecul este un ultim reprezentant al unui stoc de pongide asiatice înrudite cu sivapitecii. Enigmaticul „om al zăpezii" din Hymalaia şi Tibet ar putea fi un gigantopitec.

Familia Hominidae. Această familie include, în mod tradiţional, două genuri: *Australopithecus* şi *Homo*. Ambele genuri se detaşează de restul maimuţelor mari africane prin dezvoltarea a două trăsături majore : *locomoţia bipedă* şi *volumul mare al creierului.*

Mersul biped a condus la schimbări anatomice în toate părţile corpului. Talpa piciorului devine plată cu degetul mare neopozabil, falangele drepte. Articulaţia genunchiului devine puternică iar oasele membrului posterior devin mai lungi. Centura pelviană se orientează în jos şi lateral; pelvisul devine scurt şi adâncit ca o cutie deoarece el susţine intestinele în postura verticală. Coloana vertebrală formează patru curburi, luând forma de „S". La maimuţele antropoide pelvisul este lung iar coloana vertebrală prezintă o singură curbură în formă de „C", greutatea trunchiului echilibrându-se la o distanţă egală între braţe şi picioare. Bipedia a condus, de asemenea, la schimbări în conformaţia craniului deoarece acesta este acum plasat în vârful coloanei vertebrale şi nu în faţa ei. Condilii occipitali şi *foramen magnum* sunt plasaţi mai mult sub craniu decât la partea posterioară a acestuia.

Bipedia a apărut în linia umană acum 7-5 milioane ani, când aceasta s-a separat de linia maimuţelor mari africane, o dată cu apariţia australopitecilor. Bipedia a fost prima mare etapă în evoluţia omului; importanţa ei deosebită constă în primul rând nu pentru eliberarea membrelor superioare în vederea muncii, ci pentru *o locomoţie mai eficientă.*

Originea bipediei. Care au fost factorii adaptativi care au condus la apariţia noii forme de locomoţie? Scenariul clasic se referă la o maimuţă africană care a părăsit viaţa de pădure pentru

a trăi mai mult pe sol în condițiile în care pădurile din Estul Africii s-au rărit prin aridizarea climei. Analiza probelor de sol arată că savana africană a apărut foarte recent, acum circa 3 milioane ani, *după* ce prima specie bipedă apăruse deja. Deci nu viața în savană a favorizat postura verticală (mai ales pentru a putea privi deasupra ierburilor înalte), cum de obicei se credea. Apariția Riftului Est-African acum circa 12 milioane ani se pare că a declanșat lanțul de transformări în mediul înconjurător care a favorizat această adaptare locomotorie. Prin puternice fragmentări și înălțări ale scoarței terestre s-au format platouri înalte și văi abrupte de 1000 m ce coborau în depresiuni aride și călduroase. Curenții cu aer umed au încetat să mai circule de la vest spre est peste platourile înalte și ca urmare pădurile dese au fost înlocuite cu petice de pădure și tufișuri de arbuști. Se crede că în acest mediu accidentat locomoția bipedă era mai eficientă (mai economicoasă energetic) decât cea patrupedă. Chiar dacă bipedia omului este mai puțin eficientă decât patrupedia unei feline, s-a dovedit că bipedia omului este mult mai eficientă decât locomoția patrupedă a cimpanzeilor. Nevoia de mișcare rapidă în spații deschise a favorizat selectiv bipedia. Bipedia este mai avantajoasă în condiții schimbătoare ale mediului. Fosilele demonstrează cu claritate că primele hominide, care dobândiseră bipedia, aveau creierul cu puțin mai mare decât marile maimuțe. Este posibil ca trecerea la mersul biped să fi fost favorizată de necesitatea de a culege și transporta fructe sau a căuta hrană în timpul deplasării pe pantele accidentate.

Recent au fost descoperite hominide premergătoare australopitecilor mai vechi de 5 milioane de ani. Astfel, în anul 2000, în Kenya, au fost găsite resturi ososе denumite *Orrorin tugenensis* (numit inițial *Millenium ancestor* – umanoidul mileniului), care coboară vârsta primelor posibile hominide la 6 milioane de ani. Oasele alungite ale membrelor de *Orrorin tugenensis* dovedesc dobândirea locomoției bipede iar molarii acestui nou reprezentant, mai mici decât cei de la un australopitec precum *A. afarensis* (care a trăit acum 3,5 milioane ani), ar demonstra atașarea acestui vechi antropomorf la linia care duce la om. Ulterior, în anul 2001, în Ciad, a fost găsit craniul unui antropomorf cu trăsături hominide vechi de 7 milioane ani care a fost numit *Sahelanthropus tchadensis*. Aceste forme preaustralopitecine ar fi avut talii cuprinse între 1,15-1,25 m și o capacitate cerebrală de circa 320-380 cm^3.

Se consideră deci că linia umană a evoluat, prin izolare, în spațiile deschise din Estul Africii în timp ce maimuțele ce populau pădurile vaste din vestul continentului au evoluat dând naștere gorilelor și cimpanzeilor.

Creșterea volumului creierului a fost a doua trăsătură ce caracterizează omul și a apărut mult mai târziu decât bipedia, acum aproape 2 milioane de ani, o dată cu apariția genului *Homo*. Creșterea volumului cerebral a determinat o serie de schimbări anatomice precum: lărgirea părții posterioare a craniului, aplatizarea feței și reducerea prognatismului și, concomitent, scurtarea șirului de dinți care acum este lipsit de diasteme între incisivi și canini.

Nu există dovezi care să susțină că bipedia, dezvoltarea creierului și aptitudinile tehnice au apărut simultan. Dovezile fosile indică faptul că evoluția omului a urmat mai întâi un „model locomotor", o dată cu apariția bipediei, acum peste 4,5 milioane ani, și apoi s-a inițiat mărirea considerabilă a creierului acum circa 2 milioane ani. Există un interval de circa 5 milioane ani între apariția bipediei și apariția primelor unelte.

În evoluția formelor preumane, rămâne o perioadă de circa 8 milioane de ani (de acum 14 milioane ani când a trăit *Kenyapithecus*, până acum 5-6 milioane ani), despre care nu deținem încă informații privind strămoșii omului.

Linia care duce la omul modern, pe ultimii 4,5 milioane ani, cuprinde un număr de şase – şapte specii de australopiteci şi şase specii de *Homo*. Până în anul 1990 australopitecii erau, în general, cuprinşi la un singur gen, *Australopithecus* (cu două subgenuri *Australopithecus* şi *Paranthropus*), dar după noile descoperiri şi revizii ar putea fi trei genuri: *Ardipithecus*, *Australopithecus* şi *Paranthropus*.

Ardipithecus ramidus (Pliocen inferior) este cel mai vechi hominin. A fost descoperit în Etiopia în 1994 şi are o vechime de 4,4 milioane ani. El păstrează o serie de trăsături primitive: canini relativ mari, molari înguşti, smalţ subţire. Dieta consta în fructe şi frunze. Orificiul occipital este plasat sub craniu, comparativ cu cel de la maimuţe, ceea ce sugerează locomoţia bipedă.

Australopithecus (Pliocen mediu-Pleistocen, Africa de Sud şi Est) cuprinde mai multe specii bipede, cu capacitatea craniană de 400-530 cm^3. Aspectul general al feţei şi al palatului se aseamănă cu cel de la cimpanzeu, dar caninii sunt reduşi, nedepăşind cu mult înălţimea dinţilor din jur. Torusul supraorbitar lipseşte, ca şi creasta sagitală şi cea occipitală. Arcadele dentare sunt paraboloide şi nu cu ramurile paralele ca la pongide (Fig. 221-A). Dinţii posteriori (Fig. 221-H) sunt mari şi acoperiţi cu un strat gros de smalţ, adaptare la hrănirea cu vegetale tari. Primul molar prezintă întotdeauna „modelul driopitecin". Prognatismul masivului facial este mai redus decât la pongide. Apare un început de schiţare a frunţii iar, la unele specii, torusul supraorbitar lipseşte.

În comparaţie cu omul, braţele sunt relativ mai lungi iar picioarele relativ mai scurte. Oasele mâinii prezintă însă mai multe asemănări cu cele ale omului decât cu cele ale pongidelor.

Genul *Australopithecus* cuprinde trei specii: *A. anamensis, A. afarensis* şi *A africanus*. Speciile acestui gen, spre deosebire de cele incluse în genul *Paranthropus*, sunt de tip gracil şi aveau talie mică: 120-140 cm înălţime şi 25 kg greutate şi 445 cm^3 capacitate cerebrală.

A. anamensis a fost descoperit în 1995 lângă Lacul Turkana (fost Rudolf) în Kenya şi are o vechime calculată la 4,1-3,9 milioane ani. Pare a fi intermediar între *Ardipithecus* şi speciile ulterioare de australopiteci.

A. afarensis, cunoscut printr-un schelet incomplet descoperit în 1974 în Etiopia şi supranumit „Lucy", are o vechime de 3,2-2,9 milioane ani. Capacitatea cerebrală este de 415 cm^3. Faţa avea un aspect simian. *A. afarensis* prezintă unele caractere de primitivitate: prezenţa unei mici diasteme, braţe lungi, falange şi degete curbate, ceea ce înseamnă că utiliza frecvent căţăratul în copaci. *A. afarensis* este pe deplin uman în câteva trăsături esenţiale: şirul de dinţi este arcuit, membrele posterioare şi pelvisul sunt pe deplin adaptate la locomoţia bipedă. Se constată însă un pronunţat dimorfism sexual, masculii fiind

cu 30% mai mari decât femelele. Acest lucru sugerează că aceşti australopiteci trăiau în cete conduse de masculi dominanţi, asemenea babuinilor.

A. africanus este o formă târzie care a trăit între acum 3,0 şi 1,5 milioane de ani în urmă. A fost primul australopitec cunoscut, descoperit în 1924 în Africa de Sud (Taung). Avea 1,30 m înălţime, 45 kg greutate şi o capacitate cerebrală de 445 cm^3. Se hrănea probabil cu fructe moi şi frunze.

Paranthropus cuprinde astralopitecii de tip masiv, de talie mai mare: 160-165 cm înălţime şi 40-50 kg greutate şi o capacitate cerebrală de 520 cm^3 (Fig. 221-D). Din acest grup (considerat fie gen, fie subgen al genului *Australopihecus*) fac parte speciile: *P. aethiopicus, P. boisei* (în estul Africii) şi *P. robustus* (în sudul Africii). *Paranthropus* are faţa lată, cu arcade zigomatice robuste, craniul mai scurt, fruntea mai aplatizată. Spre deosebire de genul precedent, craniul prezintă torus supraorbitar, o creastă sagitală pe craniu dezvoltată şi molari mai mari, adaptare pentru o masticaţie puternică a unui material vegetal dur (rădăcini, tuberculi etc.).

Este important de semnalat faptul că mai multe specii de australopiteci au coexistat, unele dintre ele, *P. boisei* şi *P. robustus*, fiind contemporane cu primii oameni (*Homo*).

Modul de viaţă al australopitecilor. Australopitecii aveau un regim omnivor (cei gracili) sau preponderent vegetarian (parantropii). Ei păstrau încă o bună abilitate de a se urca în copaci (oasele labei piciorului de *A. afarensis* sunt uşor curbate iar canalele semicirculare au o dispoziţie asemănătoare cu cea de la maimuţe). Masculii erau cu 30 până la 100 procente mai mari decât femelele. Acest puternic dimorfism sexual sugerează că, asemenea multor primate actuale, australopitecii trăiau în grupuri de tip harem şi nu grupuri de familii permanente.

Australopitecii manipulau diferite obiecte, pentru atac sau apărare (mai ales oase), dar nu există dovezi sigure în privinţa producerii de unelte.

Homo (Fig. 221-E-G) (Pleistocen-Actual) a apărut acum circa 2,5 milioane ani în Africa. Reprezentanţii primitivi ai acestui gen se deosebesc de *Australopithecus* printr-o considerabilă creştere a capacităţii craniene şi modificări ale pelvisului legate de perfecţionarea locomoţiei bipede şi parturiţiei, datorită mărimii crescute a capului nou-născutului. Molarii inferiori, de contur pătratic, prezintă patru sau cinci tuberculi (al cincilea tubercul este un caracter de primitivitate) (Fig. 221-I). *Homo* introduce progresiv carnea în alimentaţie, un aliment mai energetic decât vegetalele, fapt care atrage după sine iniţierea şi dezvoltarea producerii de unelte şi cooperarea între indivizi în timpul vânătorii prin dezvoltarea limbajului articulat. Spre deosebire de australopiteci, *Homo* este un bun alergător iar locomoţia bipedă devine obligatorie. Hrănirea cu carne a constituit suportul fiziologic al dezvoltării ulterioare a creierului, organ care necesită o mare cantitate de energie metabolică. La om mărimea creierului la naştere reprezintă o treime din mărimea creirului adult, faţă de o doime cât

reprezintă la maimuțele mari. Acest raport este legat de mărimea maximă pe care o poate avea capul copilului la naștere. Naşterea unei progenituri cu creierul mai puțin dezvoltat necesită o perioadă mai lungă de dezvoltare a acestuia până la stadiul adult. Perioada lungă a copilăriei la om, aparent dezavantajoasă supraviețuirii speciei, permite o mai bună învățare de către copii a regulilor culturale de la adulți, în condițiile unor relații ierarhice. Acest comportament a avut o importanță fundamentală în constituirea societății omenești.

Originea genului *Homo*. Cu privire la originea genului *Homo* există două ipoteze principale. Prima consideră că genul *Homo* se desprinde din genul *Australopithecus*, care constituie o etapă intermediară între hominidele primitive şi om (susținută, printre alții, de D. Johanson). A doua ipoteză consideră că ambele genuri, *Australopithecus* şi *Homo*, au un strămoş comun, încă necunoscut, de acum cinci milioane de ani (P. V. Tobias, R. Leakey). În acest ultim caz, australopitecii ar constitui o ramură colaterală, închisă, în evoluția hominidelor.

Din cele şase specii ale genului *Homo*: *H. habilis, H. rudolfensis, H. ergaster, H. erectus, H. heidelbergensis* şi *H. sapiens* trei se consideră a fi de bază: *H. habilis, H. erectus* şi *H. sapiens.*

Primii oameni erau de talie mică (1,20 m la *H. habilis* şi 1,50 m la *H. rudolfensis*), aveau o capacitate craniană de 750-800 cm^3 (*H. rudolfensis*, respectiv *H. habilis*), un torus supraorbitar bine dezvoltat, fruntea joasă şi teşită, nasul mic şi plat, bărbia trasă înapoi (Fig. 221-B3). *H. rudolfensis* este cunoscut din perioada 2,5-1,8 milioane ani iar *H. habilis* de acum 2,3-1,6 milioane ani.

H. habilis şi *H. rudolfensis* ar putea aparține unei singure specii – *H. habilis* –, dar de obicei sunt priviți ca specii distincte. *H. rudolfensis* are, în medie, creierul mai mare dar pare mai primitiv în alte aspecte ale craniului (palat larg de exemplu). În schimb, membrele sunt mai moderne decât la *H. habilis. H. habilis* era cu 25% mai mic decât un cimpanzeu dar creierul său era cu 50% mai mare. Această dezvoltare cerebrală a permis primilor oameni să producă şi să utilizeze unelte. Membrii acestor specii umane primitive se hrăneau cu carnea animalelor mari din savană (vânate de ei sau cu resturile rămase de la masa marilor feline) sau cu măduva oaselor – o hrană bogată în energie la care alte mamifere prădătoare nu puteau ajunge.

Din acest stoc al oamenilor primitivi s-a desprins, acum aproape 2 milioane ani, *H. ergaster* (1,8 milioane-600000 ani). Acesta avea o capacitate craniană de 1000 cm^3, craniul mai rotunjit, bolta mai înaltă, prognatismul mai redus, torusul supraorbitar subțire, picioare lungi şi zvelte. Primul rest al lui *H. ergaster* a fost descoperit în Kenya (1984), aşa numitul „băiat de la Turkana" – scheletul incomplet al unui individ de circa 9 ani care a trăit acum mai bine de 1,5 milioane ani; acest individ avea înălțimea de 1,60 m, torus supraorbitar

proeminent, fălci masive, bărbie neevidentă. *H. ergaster* a trăit în intervalul 2,0-1,5 milioane ani.

H. ergaster a migrat în scurt timp din Africa spre Eurasia, urmaşii săi direcţi fiind semnalaţi acum 1,8 milioane ani în Georgia şi în China, şi acum 1,7 milioane ani în Djawa. În Europa, cele mai vechi indicii ale acestui val de migraţie datează de acum 780000 ani (Atapuerca – Spania), dar nu este exclus ca vechimea primilor colonizatori umani ai acestui continent să fie mult mai mare (Chilhac – Franţa, ?1,9 milioane ani).

H. erectus (Fig. 221-E), apărut acum 1,5 milioane de ani, a fost prima specie umană larg răspândit în toată Lumea Veche. Avea o capacitate craniană de 1000-1225 cm^3, torus supraorbitar proeminent, fălci masive, bărbia neevidentă. Resturi ale lui *H. erectus* se cunosc din Africa şi Eurasia. Unul dintre cele mai bogate situri cu *H. erectus* este Peştera Zhouhoudian de lângă Beijing (China), având vechimea de 600000-200000 ani. Aici au fost găsite urme ale folosirii focului timp îndelungat. Capacitatea craniană a sinantropului creşte de la 900 la 1100 cm^3. *H. erectus* a persistat până acum circa 200000 de ani.

H. erectus şi *H. ergaster* produceau unelte şi arme şi vânau în cooperare. Cea mai veche dovadă a folosirii focului de către *H. erectus* este semnalată dintr-o grotă din Africa de Sud, cu vechimea de 1,0-1,5 milioane ani.

Din migraţia lui *H. ergaster* (sau *H. erectus*) în Europa se desprinde, acum 600000 ani, *H. heidelbergensis,* considerat iniţial ca o subspecie a lui *H. erectus. H. heidelbergensis* a fost descoperit în 1907 în Germania. Resturi descoperite în Anglia şi în Spania, având vechimi cuprinse între 780000 şi 500000 ani, au fost atribuite lui *H. heidelbergensis.* Acesta avea un fizic robust şi se pare că a fost un precursor al Omului de Neanderthal.

Omul de Neanderthal, *H. sapiens neanderthalensis* (Fig. 220-F), descoperit în 1856 în Germania, apare în Europa acum 230000 ani, formele clasice fiind cunoscute din perioada 135000-34000 ani. Neandertalienii aveau statură medie (1,55-1,65 m), craniu alungit (antero-posterior), robust, cu capacitate craniană variind de la 1300 la 1600 cm^3. Bolta craniană este destul de aplatizată iar fruntea teşită; regiunea occipitală bine dezvoltată. Torusul supraorbitar dezvoltat avea, spre deosebire de *H. erectus*, un uşor intrând median, marcând un început de întrerupere a acestuia. Masivul facial este voluminos şi destul de prognat. Oasele membrelor sunt mai robuste decât ale omului modern. Aria de răspândire a neandertalienilor a cuprins Europa şi Orientul Apropiat. Ultimii reprezentanţi ai neandertalienilor au dispărut acum aproximativ 27000 de ani în extremitatea vestică a Europei (Peninsula Iberică). Expansiunea omului modern în Europa se pare că a dus la extincţia neandertalienilor, care nu atinseră capacitatea funcţională cerebrală a omului

modern şi nici gradul de dezvoltare al producerii de unelte şi de organizare a vieţii sociale ale acestuia din urmă.

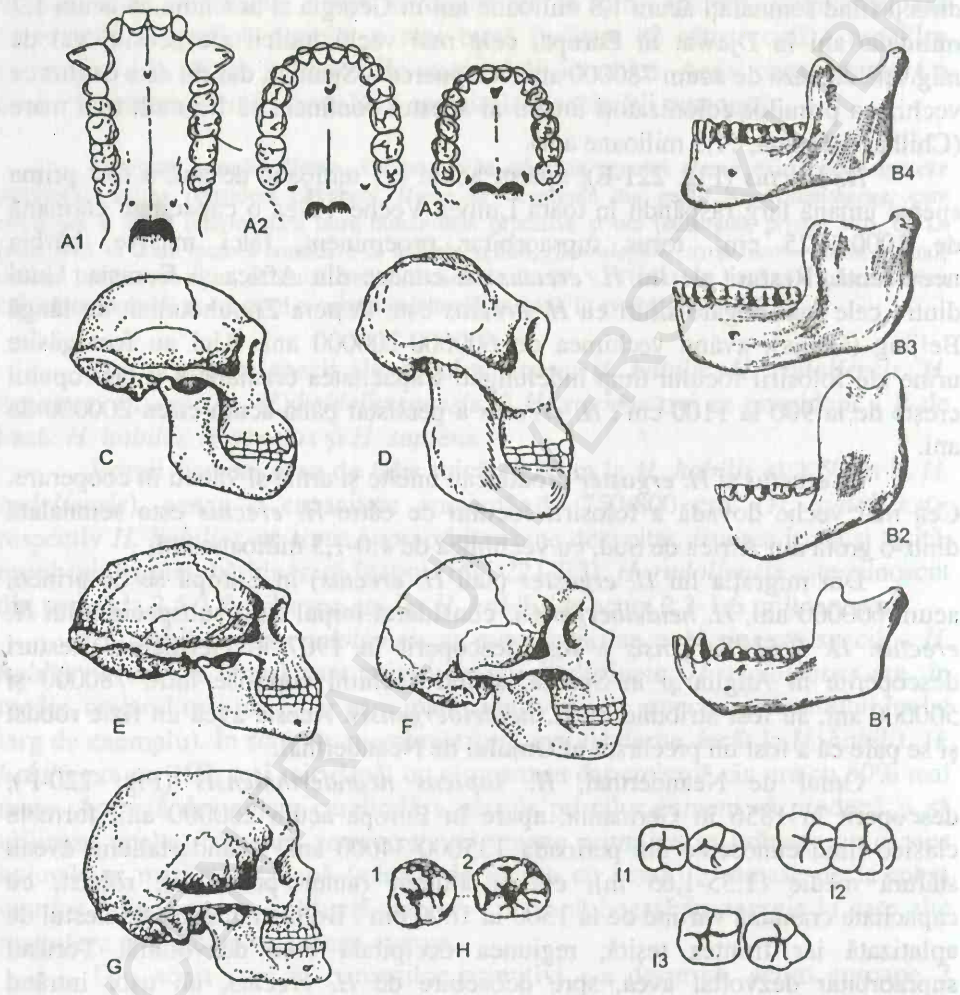


Fig. 221. Hominidae. A – Comparaţie între bolta palatină şi arcada dentară la gorilă (A1), australopitec (A2) şi omul actual (A3); B – falca inferioară la cimpanzeu (B1), australopitec (B2), *Homo heidelbergensis* (B3) şi *Homo sapiens sapiens* (B4); C – *Australopithecus africanus*; D – *Paranthropus robustus*; E – *Homo erectus*; F – *Homo sapiens neanderthalensis*; G – *Homo sapiens fossilis* (Cro-Magnon); H – molari de *Australopithecus*; I – molari inferiori de *Homo*: I1 – european; I2 – tasmanian; I3 – *Homo heidelbergensis* (A şi B2 din O. Necrasov, 1971; B1, B3 şi B4 din R. Feustel, 1983; C-G din E. Hanganu şi colab., 1983; H-I din L. Moret, 1940).

O problemă, încă în discuție, este aceea dacă omul de Neanderthal este o specie de sine stătătoare (*Homo neanderthalensis*) sau o subspecie a lui *Homo sapiens*. Dacă Omul de Neanderthal provine din *H. heidelbergensis*, acesta din-urmă provenind din *H. erectus* migrat din Africa cu 2 milioane ani înainte, atunci între neanderthalieni și *H. sapiens*, apărut mult mai târziu în Africa de Est sau de Sud, nu este o legătură apropiată. Descoperirea unui schelet de copil în peninsula Iberică având caractere mixte, neandertaliene și sapientale, dovedește posibilitatea metisajului dintre cele două forme. Asimilarea genetică, populațională (infirmată însă de actualele studii de genetică umană) a neandertalienilor corelată cu o posibilă exterminare fizică de către oamenii moderni, au contribuit, probabil, în mod decisiv la dispariția acestei forme umane.

H. sapiens, apare ca formă arhaică acum 200000 ani în sudul Africii din stocul *ergaster-erectus* evoluat aici. Acum 130000 ani sapiensul arhaic migrează spre nord, pe valea Riftului Est-African, spre Eurasia; ajunge în zona peninsulei Sinai acum aproape 100000 ani, unde întâlnește neandertalienii și cu care conviețuiește circa 50000 ani (există și ipoteza ocupării alternative a acestui areal datorită oscilațiilor climatice, fără ca neandertalienii să se întâlnească direct cu oamenii moderni). Din Orientul Apropiat, *H. sapiens* formează două mari valuri de migrație: unul spre estul Asiei, acum 60000 ani ajungând în Australia, și altul spre Europa unde pătrunde acum circa 40000 ani. Din Extremul Orient, omul modern a pornit în mai multe valuri de migrație care s-au extins în America, acum 33000-12000 ani.

Pătrunderea omului în America este încă enigmatică deoarece cele mai vechi urme descoperite în America de Nord nu sunt mai vechi de 11200 ani (cultura Clovis), în timp ce în America de Sud (Brazilia, Chile) există situri de ocupare vechi de 32-33000 ani.

Omul modern de tip Cro-Magnon (*H. sapiens fossilis*) (Fig. 221-G) apare acum 50000 ani și primele lui forme apar în Europa acum 35000 ani. Acesta avea talia de 1,70 m, fruntea înaltă, dreaptă, fără torus supraorbitar, bărbia pozitivă. Comparativ cu tipul uman actual, apărut acum 10000-12000 ani (*H. sapiens sapiens*), omul de Cro-Magnon este mai robust și, în general, dolicocefal. Omul modern are capacitatea craniană medie de 1350 cm^3 (cu variații de la 1000 la 2000 cm^3). *Homo sapiens sapiens* se deosebește de rudele lui apropiate printr-o extraordinară capacitate de gândire abstractă și limbaj articulat.

Rasele umane s-ar fi diferențiat în ultimii 40000 ani, când omul modern s-a răspândit în toată lumea.

Omul declanșează o evoluție culturală unică: acum mai bine de 2,6 milioane ani produce primele unelte de piatră, de acum 1,5 milioane ani folosește focul iar de acum 500000 ani îl utilizează intens; agricultura și domesticirea animalelor își au originea acum 10000 ani; tot acum populațiile umane încep să crească numeric într-un ritm accelerat; apariția, în aceste timpuri, a primelor așezări marchează începutul istoriei societății omenești.

Dezvoltarea populaţiilor umane pe toată suprafaţa locuibilă a planetei este un fenomen unic în istoria vertebratelor; niciodată, înainte de om, nu s-a întâmplat ca o singură specie să domine pe Pământ.

Ipoteze privind originea omului modern. Referitor la timpul şi locul unde a apărut omul modern, *Homo sapiens*, există două ipoteze: *ipoteza evoluţiei multiregionale* (mai veche) şi *ipoteza originii africane* (numită în original *Out of Africa*).

Ipoteza evoluţiei multiregionale consideră apariţia omului modern un fenomen care a cuprins întreaga Lume Veche. *Homo sapiens* a apărut în mai multe centre din populaţii stabile de *Homo erectus*. În această perspectivă, Omul de Neanderthal este privit ca o formă anatomică intermediară între *Homo erectus* şi *Homo sapiens* şi ca urmare ar trebui găsit pe întinsul a trei continente (Africa, Europa, Asia). Cum se explică în termeni biologici această evoluţie concomitentă pe arii geografice atât de vaste? Se consideră că *factorii culturali*, devenind o necesitate adaptativă generalizată, au devenit parte componentă a *selecţiei naturale* care orientează evoluţia oricărei specii.

Ipoteza originii africane consideră că *Homo sapiens* a apărut într-un singur centru, în Africa sud-sahariană, de unde migrează în toată Lumea Veche şi înlocuieşte populaţiile premoderne existente. În acest caz, rasele umane ar avea diferenţe mai puţin profunde deoarece au provenit dintr-o singură populaţie apărută în Africa.

Analiza succintă a datelor paleoantropologice existente recomandă ipoteza a doua, a originii africane, ca fiind mai veridică :

a. Dacă *Homo sapiens* a apărut multiregional iar Omul de Neanderthal a fost o formă intermediară premergătoare acestuia, atunci 1. neanderthalienii ar trebui să fie cunoscuţi din toată Lumea Veche şi 2. neanderthalienii ar trebui să prezinte caractere intermediare între *Homo erectus* şi *Homo sapiens*. Nici una dintre aceste supoziţii nu este îndeplinită. Neanderthalienii sunt cunoscuţi numai din Europa, cu o extindere la un moment dat în Orientul Apropiat, lipsind în restul Lumii Vechi. Ei nu reprezintă o continuitate între *Homo erectus* şi *Homo sapiens*, ci mai curând o discontinuitate anatomică. Omul de Neanderthal avea corpul scund, robust, cu membre scurte – adaptare la clima rece – în timp ce primii oameni moderni erau înalţi, aveau constituţie gracilă şi membre lungi – trăsături de climat tropical sau temperat. De aici rezultă că primii europeni (Omul de Cro-Magnon) ar fi emigrat din Africa.

b. Dacă ipoteza evoluţiei multiregionale ar fi validă, atunci cele mai vechi resturi de *Homo sapiens* ar trebui să fie cunoscute din diferite regiuni ale celor trei continente. Până în prezent, cele mai vechi resturi de *Homo sapiens* timpuriu se cunosc din Africa de Sud (Border Cave şi Klasies River Mouth) având circa 130000 ani vechime, şi cele de la Qafzeh şi Skhul (Israel) vechi de aproape 100000 ani. Dacă aceste date nu sunt exclusiv rezultatul insuficienţei urmelor fosile, atunci ipoteza originii africane este acceptabilă.

c. Dacă omul modern ar fi apărut multiregional, atunci rasele geografice ar trebui să conserve în structura lor anatomică unele caractere arhaice de la populaţiile premoderne de *Homo erectus*. În sprijinul continuităţii anatomice au fost invocate unele asemănări între populaţiile chineze moderne şi *Homo erectus pekinensis* (privind forma feţei, configuraţia oaselor feţei, forma de lopeţică a incisivilor), dar ulterior s-a constat că trăsăturile invocate se regăsesc şi la populaţii din alte regiuni geografice.

d. Dovezile *geneticii* sunt în sprijinul ipotezei originii africane a omului modern. S-a constatat că actualele rase umane sunt mult mai uniforme din punct de vedere genetic decât s-ar fi crezut. Dacă rasele ar fi apărut din populaţii presapientale locale, atunci ar trebui să fie diferenţe mai mari între populaţiile celor trei continente. Această *unitate a structurii genetice* a speciei noastre este explicată, în cadrul ipotezei multiregionale, printr-un flux genic foarte puternic, dar acest fapt este greu de acceptat deoarece ar fi necesitat populaţii cu efective mari. Mai curând este

de acceptat că rasele geografice au apărut prin răspândirea populațiilor de *Homo sapiens* arhaic din Africa care aveau genofondul specific deja constituit. Există și studii genetice care arată că cele mai primitive populații ale omului modern se găsesc în estul Africii; aceste populații au trăsături ce se regăsesc, mai bine conturate, la toate rasele.

O altă ipoteză bazată pe cercetări de genetică, în sprijinul originii africane a omului modern, este cea a „Evei mitocondriale" (apărută în anii '80). Ipoteza neagă faptul că populațiile moderne emigrate din Africa s-ar fi încrucișat treptat cu populațiile premoderne existente. ADN-ul mitocondrial este moștenit numai pe cale maternă (fiind provenit din ovul). Toate populațiile actuale au ADN mitocondrial foarte asemănător, ceea ce sugerează o origine comună foarte recentă. Dacă ar exista diferențe mari în structura ADN-ului mitocondrial, înseamnă că populațiile africane emigrante s-ar fi amestecat cu cele întâlnite, mai primitive. Testele arată că toate populațiile actuale au o origine comună, în Africa, acum 150000 de ani. Chiar dacă această metodă este puternic contestată de unii cercetători, aduce și ea o orientare în favoarea ipotezei originii africane a omului modern.

e. Un ultim argument este de ordin *cultural*. Dacă cele mai vechi vestigii arheologice ale activității culturale ar fi apărut concomitent în toate regiunile, atunci ar fi credibilă ipoteza originii multiregionale. Realitatea este că cele mai vechi urme culturale, atât ale genului *Homo*, cât și ale speciei *Homo sapiens*, se cunosc din Africa.

Precizări cu privire la clasificarea primatelor superioare. Introducerea testelor de biologie moleculară în studiul filogeniei (inițiate de A. Wilson și V. Sarich la sfârșitul anilor '60), a pus într-o lumină nouă relațiile omului cu maimuțele antropoide actuale. *Metoda moleculară* constă în a determina gradul în care structurile unor proteine de la anumite specii diferă între ele, diferența crescând în timp cu o rată măsurabilă a mutațiilor. Cu cât numărul de mutații acumulat în structurile respective este mai mare, cu atât înseamnă că speciile respective au derivat dintr-un strămoș comun într-un timp mai îndepărtat. Prin această metodă s-a constatat că structura proteinelor sanguine de la oameni, cimpanzei și gorile diferă în aceeași măsură, concepția clasică fiind aceea că cimpanzeii și gorilele sunt mai apropiați între ei și mai depărtați de oameni. Pe de altă parte, s-a constatat că cimpanzeii și gorilele sunt mult mai apropiați de oameni și mai depărtați de urangutani. Astfel de date au sugerat că linia care a dus la om s-a separat de cea a cimpanzeilor (maimuțele actuale cele mai apropiate de om) acum circa 5 milioane de ani, deci mult mai recent față de cele 15-20 milione ani cât postula concepția clasică. Noi studii de morfologie a fosilelor au permis realizarea unor cladograme și apoi filogenii care oferă un mod nou de clasificare a reprezentanților Suprafamiliei Hominoidea (= Anthropomorpha). Se constată că la baza acestei suprafamilii stă genul *Proconsul* după care se desprinde Familia Hylobatidae (giboni) și apoi Familia Hominidae care include maimuțele mari (în sens clasic *Pongidae*), australopitecii și oamenii. Clasificarea hominoideelor devine:

Suprafamilia Hominoidea
- Familia Proconsulidae, *Proconsul*
- Familia Hylobatidae, *Hylobates*
- Familia Hominidae
  - Subfamilia Kenyapithecinae, *Kenyapithecus*
  - Subfamilia Ponginae, *Pongo, Sivapithecus, Dryopithecus*
  - Subfamilia Homininae, *Gorilla, Pan, Australopithecus, Homo*

Noutatea cea mai incomodă pentru mulți antropologi, adusă de această clasificare, este extensia termenului de *hominid*, care se referă acum și la marile maimuțe actuale alături de unele fosile. Mai mult, cimpanzeul și gorila fac parte din aceeași subfamilie cu omul. Diferența

principală între Subfamilia Ponginae (urangutanul şi rudele lui) şi Subfamilia Homininae (gorila, cimpanzeul şi omul) constă în *modul de locomoţie*. Urangutanul este un cățărător specializat în brahiaţie, cățărat şi viaţă dominant arboricolă, pe când marile maimuţe africane s-au specializat în mers patruped terestru (cimpanzeul, gorila) sau bipedie (oamenii). Acest punct de vedere este deosebit de relevant dacă ţinem cont de faptul că prima specializare majoră a spiţei care a separat omul de maimuţe nu a fost mărirea creierului (cum s-a postulat iniţial), ci *bipedia* – un mod nou de locomoţie în lumea primatelor.

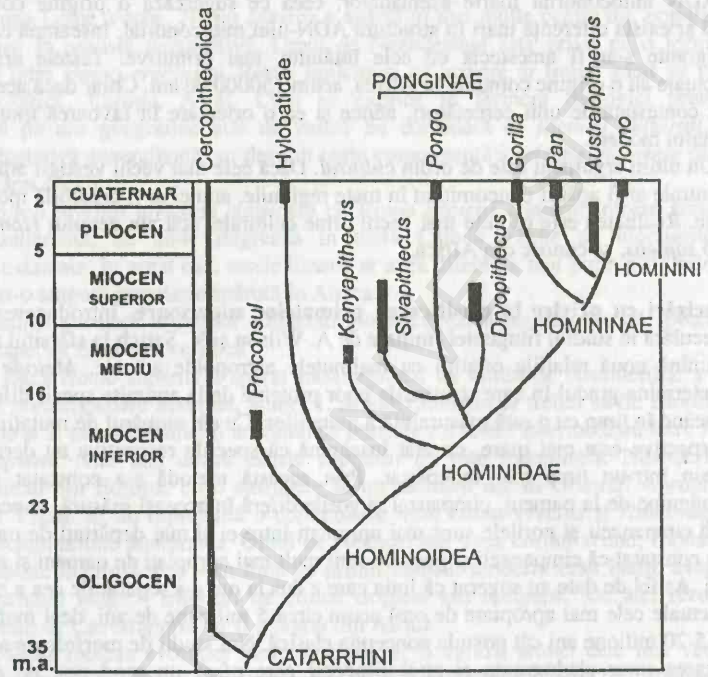


Fig. 222. Relaţiile filogenetice în cadrul Suprafamiliei Hominoidea (bazat pe Andrews, 1995, 1992, Moyà-Solà şi Köhler, 1993, 1996 şi alţii, în M. Benton, 2000).

O serie de specialişti privesc însă cu reţinere această clasificare deoarece cimpanzeii şi gorilele prezintă mai multe caractere care lipsesc la oamenii moderni precum strat subţire de smalţ pe dinţi, bazin (depresiune) trigonid larg la molarii inferiori, şase vertebre sacrale (la om sunt cinci), plus o serie de adaptări legate de locomoţia „goriloidă" (mers patruped cu sprijin pe degetele flectate ale mâinilor). De asemenea, această clasificare exclude genul *Propliopithecus*, considerat de regulă o formă primitivă de antropomorf cu caractere de hilobatid şi pongid, din cadrul Suprafamiliei Hominoidea (iar la Cercopithecoidea nu poate fi încadrat), şi nu face nici o referire la poziţia genului *Oreopithecus*, considerat ca fiind apropiat pongidelor. În ceea ce priveşte originea hylobatidelor, filogeniile clasice le prezintă ca o ramură desprinsă anterior genului *Proconsul* şi nu ca o specializare ulterioară a unor proconsulide (Fig. 222).

Tribul Hominini cuprinde, după datele actuale ale analizei cladistice, trei genuri: *Ardipithecus*, *Australopithecus* (cu şase specii) şi *Homo* (cu şase specii) (Fig. 223).

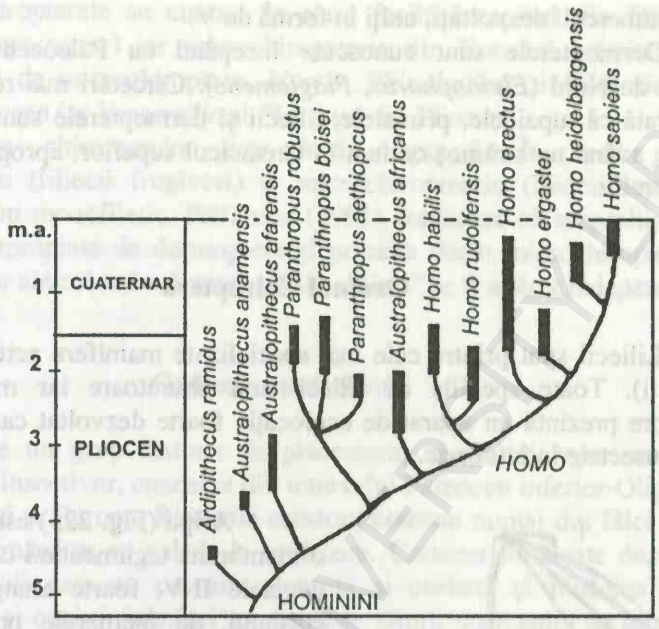


Fig. 223. Relaţiile filogenetice în cadrul grupului Hominini (bazat în special pe Wood, 1992, 1994, în M. Benton, 2000).

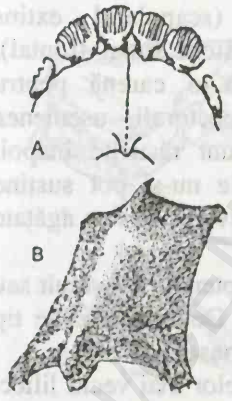


Fig. 224. ***Cynocephalus*****, Actual.** A – incisivi inferiori de *C. volans*; B – *C. temmincki* planând (din Z. Feider şi colab., 1967).

Ordinul Dermoptera

Cuprinde placentare adaptate la planat, reprezentate în fauna actuală printr-un singur gen, *Cynocephalus* (Fig. 224), care trăieşte în regiunile tropicale din Indonezia şi Filipine. Acest gen prezintă o membrană tegumentară (patagiu) ce uneşte membrele din aceeaşi parte cu coada şi gâtul.

Membrele sunt subţiri şi alungite, pentadactile, cu degetul V cel mai alungit. Ulna şi fibula sunt reduse. Radius şi ulna sunt fuzionate. Între degete, se întinde o membrană ca o palmură. *Cynocephalus* poate face salturi planate, de peste 100 m lungime, între copaci.

Craniul este alungit, vag asemănător cu cel al lemurienilor. Dentiţia este adaptată la un regim alimentar vegetarian. Incisivii inferiori sunt laţi, mari şi cu marginea pectinată (Fig. 224-A). Molarii sunt largi şi

prezintă tuberculi dezvoltaţi, uniţi în formă de V.

Dermopterele sunt cunoscute începând cu Paleocenul inferior din America de Nord (*Elpidophorus, Plagiomene*). Cercetări mai recente (Luckett, 1980) arată că tupaidele, primatele, liliecii şi dermopterele sunt strâns înrudite între ele, având un strămoş comun în Cretacicul superior, apropiat de strămoşii insectivorelor.

Ordinul Chiroptera

Liliecii sunt printre cele mai specializate mamifere actuale (circa 1000 de specii). Toate speciile de lilieci sunt zburătoare iar microchiropterele insectivore prezintă un aparat de ecolocaţie foarte dezvoltat care le permite să vâneze insectele în întuneric.

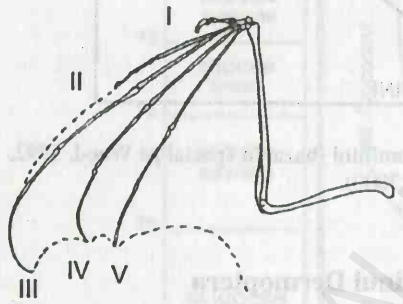


Fig. 225. Aripa la chiroptere (după Hildebrand, 1974, în S. Haimovici, 1982).

Aripa (Fig. 225) este formată dintr-o membrană tegumentară care se prinde de degetele II-V, foarte alungite, de laturile corpului, de membrele posterioare şi de coadă. Humerusul este alungit iar radius şi ulna sunt fuzionate şi alungite. Centura pectorală este modificată pentru prinderea muşchilor de zbor (scapularul extins posterior, coaste late, stern situat frontal). Sternul are dezvoltată o carenă pentru prinderea muşchilor pectorali, asemenea păsărilor. Picioarele sunt răsucite înapoi, astfel încât chiropterele nu-şi pot susţine corpul pe sol şi sunt nevoite să stea agăţate cu capul în jos.

Craniul are porţiunea facială alungită la macrochiroptere şi mai mult sau mai puţin scurtată la microchiroptere. Orbitele sunt mari. Dentiţia este de tip insectivor. Suprafaţa ocluzală a molarilor prezintă creste dispuse în W.

Ca şi în cazul pterosaurilor, organele de zbor ale celor mai vechi lilieci fosili erau deja mult evoluate. Cel mai vechi schelet de liliac cunoscut, *Icaronycteris,* din Eocenul inferior, este aproape nedeosebit de formele actuale de microchiroptere; structura regiunii auditive indică prezenţa capacităţii de ecolocaţie. Se consideră că linia de placentare care a evoluat în direcţia chiropterelor s-a desprins acum circa 75 de milioane de ani din trunchiul insectivorelor soricomorfe.

Megachiropterele se cunosc în stare fosilă începând din Oligocenul mediu (*Archaeopteropus*) iar microchiropterele din Eocenul inferior. Dintre genurile actuale de microchiroptere, *Myotis, Rhinolophus* şi *Hipposideros* se cunosc din Oligocen iar *Vespertilio* şi *Plecotus*, din Pliocen.

Filogenia chiropterelor este încă disputată. În mod obişnuit, megachiropterele (liliecii frugivori) şi microchiropterele (liliecii insectivori) formează un grup monofiletic. Pettigrew (1991) consideră că megachiropterele sunt mult mai apropiate de dermoptere şi primate decât microchiropterele iar adaptările la zbor ale celor două categorii de „lilieci" ar fi apărut independent.

Ordinul Apatotheria

Cuprinde un grup distinct de placentare, cu puţini reprezentanţi, cu regim alimentar insectivor, cunoscut din intervalul Paleocen inferior-Oligocen în America de Nord şi Europa. Resturile acestora constau numai din fălci şi dinţi. Craniul este asemănător cu cel de la rozătoare. Caracteristică este dezvoltarea incisivilor mediali care au coroana alungită şi curbată şi rădăcina adâncă. Incisivii laterali şi caninii inferiori au dispărut. Dinţii postcanini au dimensiuni reduse şi prezintă cuspizi rotunjiţi. Cel mai bine cunoscut este genul *Sinclairella* din Oligocenul Americii de Nord (Fig. 226), la care dentiţia are trăsături în parte de insectivor şi în parte de rozător.

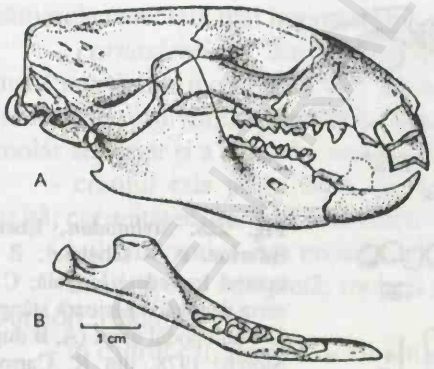


Fig. 226. *Sinclairella*, Oligocen. Craniul în vedere laterală (A) şi falca inferioară în vedere ocluzală (B) (după Scott şi Jensen, 1936, din R. Carroll, 1988).

Poziţia filogenetică a apatotherilor nu este stabilită; ei au fost apropiati filogenetic de diferite grupe de placentare (ungulate, rozătoare, tillodonte, condylarthre, insectivore sau carnivore).

Ordinul Pantolesta

Pantolestidele sunt printre cele mai mari placentare primordiale, craniul atingând 15 cm lungime; aspectul general

aminteşte de cel al vidrelor. Acest grup este cunoscut din Paleocenul mediu până în Oligocenul inferior din America de Nord (*Pantolestes*, Eocen mediu) şi Europa (*Buxolestes*, Eocen mediu).

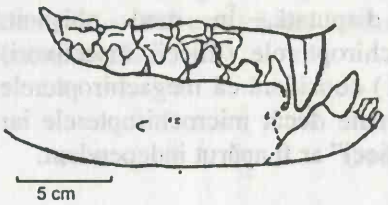


Fig. 227. ***Buxolestes*****, Eocen mediu** (după Scott şi Jepsen, 1936, în M. Benton, 2000).

Pantolestidele prezintă specializări ale scheletului comparabile cu cele ale vidrelor, dintre carnivorele cu mod de viaţă semiacvatic. Caninii sunt mari iar molarii inferiori sunt largi, cu adaptări la măcinat, având o suprafaţă ocluzală de formă pătrată (Fig. 227). Poziţia filogenetică a pantolestidelor nu este cunoscută.

Ordinul Taeniodonta

Teniodontele au fost printre cele mai înalt specializate placentare terestre din Paleocenul superior şi Eocenul inferior, fiind cunoscute numai din America de Nord. Formele mai primitive din Paleocenul inferior, precum *Onychodectes*, se aseamănă cu actualul opossum (*Didelphis*) dar au talia puţin mai mare şi scheletul robust.

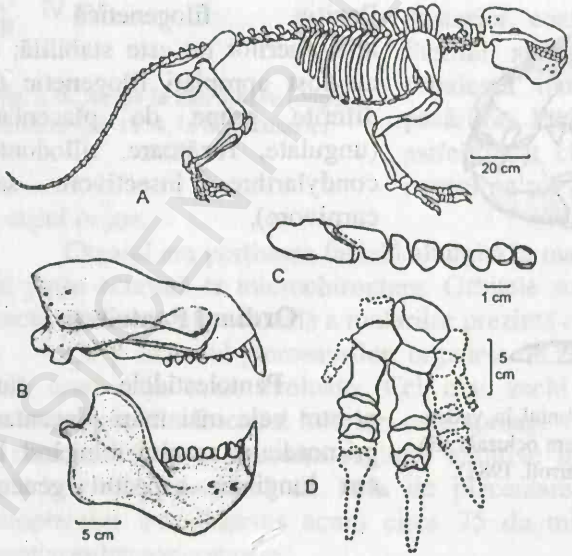


Fig. 228. ***Stylinodon*****, Eocen inferior.** A – scheletul; B – craniul în vedere laterală; C – seria dentară superioară stângă; D – autopodul drept (A, B după Storch, 1978, din R. Carroll, 1988; C, D după Patterson, din J. Piveteau, 1958).

Craniul este primitiv prin absența barei postorbitare. Membrele, primitiv gracile, devin robuste, masive la formele evoluate; ele sunt pentadactile, plantigrade și prevăzute cu gheare. Este posibil ca teniodontele să fi fost adaptate la cățărat și, într-o oarecare măsură, la săpat. Coada este lungă și greoaie. Dentiția este completă, cu caninii de mărime moderată. Molarii au cuspizii reduși.

Formele mai avansate, din Eocenul inferior, precum *Stylinodon* (Fig. 228), sunt de talie mai mare (cât un urs) iar dentiția este mult mai specializată, toți dinții fiind lipsiți de rădăcină și cu creștere continuă iar caninii mult alungiți. Teniodontele au avut un regim alimentar omnivor sau vegetarian. *Stylinodon* avea membrele anterioare mai mari decât cele posterioare, gheare înguste și curbate – adaptări, probabil, la săpat rădăcini și tuberculi.

Relațiile filogenetice ale teniodontelor sunt neclare; se crede că ar reprezenta un grup soră cu eutherienii primitivi de tip *Cimolestes.*

Ordinul Creodonta

Acest ordin cuprinde placentare de mărimi diferite adaptate preponderent la regimul carnivor, foarte numeroase în Terțiarul Vechi, când creodontele au fost principalele carnivore din America de Nord, Europa și Asia. Membrele sunt pentadactile, plantigrade sau semiplantigrade și prevăzute cu gheare neretractile. Creodontele se deosebesc de carnivorele moderne prin următoarele caractere mai importante:

- *carnasierele* – dinți secodonți specializați la sfâșiat carnea – sunt formate pe seama modificării M^1 și/sau M^2 și M_2 sau M_3. Spre deosebire de creodonte, la carnivorele primitive, carnasierele sunt formate pe seama ultimului premolar superior și a primului molar inferior.
- craniul este puțin înalt, cu bolta aproape plată iar porțiunea facială alungită; capacitatea craniană este relativ mică;
- bula timpanică este neosificată;
- dentiția este completă; molarii superiori tribosfenici, cu cuspizi ascuțiți sau, uneori, rotunjiți;
- în cadrul carpienelor, scafoidul, lunarul și centralul nu sunt unite.

O serie de caractere se reîntâlnesc și în cadrul carnivorelor moderne: prezența crestelor occipitală și sagitală pe bolta craniană, canini dezvoltați, dentiție secodontă. Caracterele dentiției indică faptul că nu toate creodontele erau bine adaptate la regimul carnivor, cele primitive, de talie mică, fiind în principal insectivore sau omnivore.

Creodontele cuprind două familii: Oxyaenidae şi Hyaenodontidae, care au apărut la sfârşitul Paleocenului şi au fost comune în timpul Eocenului.

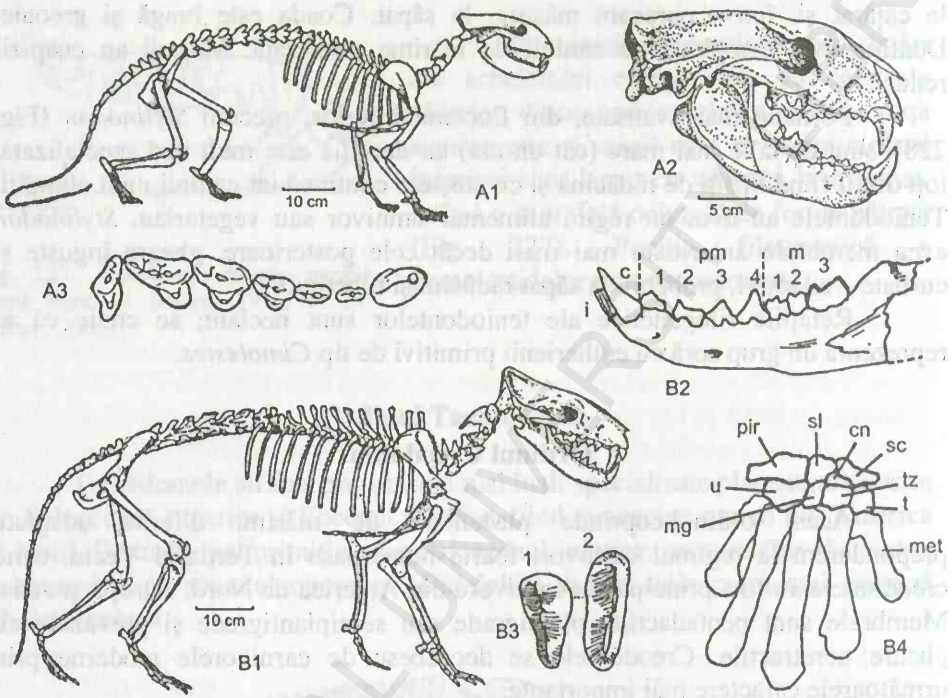


Fig. 229. Creodonta. A – *Oxyaena*, Eocen inferior, America de Nord: A1 – scheletul; A2 – craniul în vedere laterală; A3 – seria dentară a maxilarului superior; B – *Hyaenodon*, Eocen-Oligocen: B1 – scheletul; B2 – falca inferioară; B3 – carnasiere, superioară (1) şi inferioară (2); B4 – carpul (A1 după Osborn, 1895, din M. Benton, 2000; A2-A3 după Wortman, 1966; B1 după Gregory, 1957, din R. Carroll, 1988; B2-B4 din L. Moret, 1940); c – canin; cn – central; i – incisivi; m – molari; mg – magnum; met – metacarpiene; pir – piramidal; pm – premolari; sc – scafoid; sl – semilunar; t – trapez; tz – trapezoid; u – unciform.

Familia Oxyaenidae. Oxienidele au trăit în Paleocen şi Eocen. Erau animale de talie mică şi mijlocie, cu corpul alungit, membre scurte, plantigrade şi coada dezvoltată. Un reprezentant este *Oxyaena* (Fig. 229-A) (Eocen inferior, America de Nord), de mărimea unui jder.

Familia Hyaenodontidae. Hienodontidele se caracterizează prin talie mai mare, ajungând până la cea a unui urs, craniu mai alungit, falangele terminale mai alungite şi ascuţite, necrestate, gheare mai dezvoltate.

Hyaenodon (Fig. 229-B) (Eocen-Miocen superior), de 1,25 m lungime, a fost un carnivor redutabil răspândit în continentele nordice şi Africa. A fost

printre puţinele creodonte care au supravieţuit Eocenului superior, trăind în Africa şi Asia până în Miocenul superior.

Hienodontidele sunt cunoscute din Eocen şi Oligocen, mai ales din Lumea Veche. În Oligocen, hienodontidele rămân dominante în Africa iar un gen supravieţuieşte în Asia, până în Pliocen.

Creodontele şi carnivorele moderne se pare că au un strămoş comun printre placentarele primitive de tip *Cimolestes* din America de Nord. Există şi părerea că ele ar putea constitui un ansamblu polifiletic de mamifere cu specializări carnivore.

Ordinul Fissipedia

Cuprinde carnivorele terestre moderne, caracterizate prin prezenţa unei perechi de dinţi carnasieri, specializaţi la sfâşiat, pe fiecare latură a maxilarelor. Ultimul premolar superior şi primul molar inferior sunt mai mari şi prezintă câte o lamă longitudinală care se suprapune una peste alta ca o foarfecă, formând *carnasiera*. Caninii sunt dezvoltaţi, dinţii postcanini secodonţi. Molarii din urma carnasierei sunt reduşi dimensional şi numeric.

Camera timpanică este, în general, osificată, cu excepţia miacidelor şi viveravidelor. La carnivorele evoluate, camera timpanică se va osifica dar pe două căi diferite: la Feloidea principalul component al camerei auditive este *osul ectotimpanic* (inelul timpanic care în mod primar a susţinut membrana timpanică), în timp ce la Canoidea camera auditivă este formată din *oasele endotimpanice* (structuri osoase noi).

Creierul este relativ voluminos, cu circumvoluţiuni la nivelul emisferelor cerebrale. Clavicula lipseşte. Membrele sunt digitigrade, mai rar plantigrade, şi prevăzute cu gheare. Scafoidul şi semilunarul sunt adesea sudate într-un singur os – *scafolunarul*; în alte cazuri, acestea se sudează şi cu osul central (pisiformul) într-un singur os carpal, ceea ce asigură o mai mare stabilitate în alergare. Peroneul este redus.

Fisipedele se clasifică în trei suprafamilii: Miacoidea, Feloidea şi Canoidea. În diverse lucrări, fisipidele împreună cu pinipedele sunt reunite în Ordinul Carnivora.

Suprafamilia Miacoidea. Include primii reprezentanţi ai carnivorelor de uscat, reprezentaţi de familiile Viverravidae (Paleocen inferior-Eocen superior) şi Miacidae (Eocen), ambele cu răspândire holarctică.

Primele viveravide erau deja specializate prin faptul că au pierdut ultimul molar superior şi ultimul molar inferior.

Protictis (Fig. 230-A) (Paleocen) era un viveravid cu craniul mic şi cuspizi foarte ascuţiţi, ceea ce sugerează un regim insectivor.

Miacidele erau carnivore de talie mică, cu membre scurte, puternice, plantigrade şi duceau, în general, viaţă arboricolă. Acestea au oasele carpiene nefuzionate (ca şi creodontele) dar dentiţia este alcătuită ca la carnivorele moderne (*Procynodictis*, Eocen superior, America de Nord – Fig. 230-B). La sfârşitul Eocenului, din Miacidae se desprind două linii principale de carnivore: Feloidea (care include viveridele, felidele şi hienidele) şi Canoidea (care include canidele, procionidele, ursidele şi mustelidele).

În Oligocenul inferior, carnivorele erau bine diferenţiate; acum se cunosc viveride, felide, canide şi mustelide.

Suprafamilia Feloidea cuprinde familiile Herpestidae, Viverridae, Hyaenidae şi Felidae. Herpestidele (manguste) apar în Oligocenul superior iar viverridele (civete) sunt cunoscute din Oligocenul inferior (au apărut probabil în Eocenul superior). Hienidele apar în Miocen, probabil în Africa (probabil din viverride). La hiene, se păstrează toţi premolarii, în timp ce molarii se reduc numeric. Hienidele se pare că s-au desprins din viveridele primitive. Din Miocen se cunosc genuri precum *Adcrocuta* (Europa, Asia) sau *Allohyaena* (Europa). Genul *Hyaenictis* se cunoaşte din Europa (Miocen-Pliocen), Africa (Pliocen inferior) şi Asia (Pleistocen inferior). Actualul gen *Hyaena* (Fig. 230-G) se cunoaşte din Pliocen inferior-Pleistocen în Europa şi Asia. În Cuaternar a trăit *Hyaena spelaea* în condiţii de climă rece şi mediu cavernicol.

Familia Felidae. Felidele se recunosc din Oligocenul inferior, prin craniul scurt, carnasiere mari, reducerea numerică a molarilor şi prezenţa ghearelor retractile. Ele provin din Viverridae. Felidele primitive se deosebesc prin marea alungire a caninilor superiori, care le-a atras denumirea de „tigri cu dinţi de sabie", camera timpanică incomplet osificată şi nedivizată. Dacă filogenia feloideelor este corect stabilită, atunci „tigri cu dinţi de sabie" au apărut în mod independent în cadrul a două subfamilii: Nimravinae şi Felinae.

Subfamilia Nimravinae. Cuprinde felide primitive cu bula auditivă incomplet osificată. La nimravine se constată o creştere evolutivă a taliei în timp ce creierul rămâne mic (spre deosebire de feline care dezvoltă progresiv volumul creierului).

Dinictis (Fig. 230-C) (Oligocen, America de Nord) era un „tigru cu dinţi de sabie" de aproape 1,50 m lungime.

Barbourofelis (Fig. 230-D) (Miocen superior, America de Nord). Era un carnivor cu aspect greoi, picioare relativ scurte, semiplantigrad. Caninii superiori sunt enormi şi mandibula masivă.

Subfamilia Felinae. Sunt felinele moderne, cu bula auditivă complet osificată şi creierul mai bine dezvoltat.

Machairodus (Fig. 230-E) era de mărimea unui tigru, cu picioare mai lungi şi caninii superiori de 20-30 cm lungime, cu muchiile zimţate. A trăit în Europa (Miocen superior-Pliocen superior), America de Nord (Pliocen inferior), Asia (Pliocen inferior) şi Africa (Pliocen inferior-Pleistocen superior).

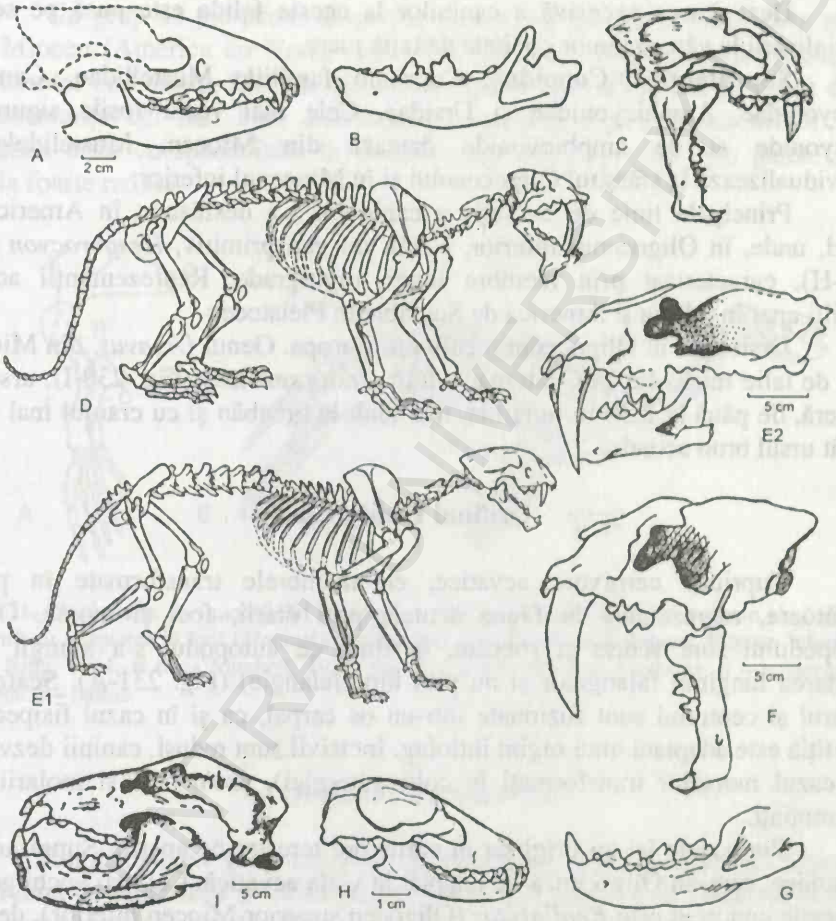


Fig. 230. Fissipedia. A – craniu de *Protictis*, Paleocen; B – *Procynodictis*, Eocen superior – falca inferioară; C – craniu de *Dinictis*, Oligocen; D – *Barbourofelis*, Miocen superior; E – *Machairodus*, Miocen superior-Pleistocen: E1 – scheletul; E2 – craniul; F – craniu de *Smilodon*, Pleistocen; G – falca inferioară de *Hyaena eximia*, Ponţian; H – *Hesperocyon*, Oligocen inferior, un canid primitiv; I – craniu de *Ursus spelaeus*, Cuaternar (A după Mac Intyre, 1966, din R. Carroll, 1988; B şi C din M. Filipescu, 1971; D şi E1 după Martin, 1980, din R. Carroll, 1988; E2 din V. Barbu, 1968; F, G şi I din L. Moret, 1940; H după Radinsky, din R. Carroll, 1988).

Smilodon (Fig. 230-F) (Pleistocen) era un prădător feroce din America de Nord şi de Sud. Faţă de genurile anterioare, craniul prezintă caracterele unui felid modern. Caninii sunt lungi şi curbaţi, cu muchii serate iar mandibula are ramura verticală scurtă, permiţând o largă deschidere a gurii. Picioarele, relativ scurte, sunt puternice.

Dezvoltarea excesivă a caninilor la aceste felide este pusă pe seama specializării la vânarea unor copitate de talie mare.

Suprafamilia Canoidea. Cuprinde familiile Mustellidae, Canidae, Procyonidae, Amphicyonidae şi Ursidae. Cele mai vechi fosile sigure de procyonide şi de amphicyonide datează din Miocen. Mustelidele se individualizează la sfârşitul Oligocenului şi în Miocenul inferior.

Principala linie de evoluţie a canidelor s-a desfăşurat în America de Nord, unde, în Oligocenul inferior, a trăit un gen primitiv, *Hesperocyon* (Fig. 230-H), caracterizat prin membre lungi, digitigrade. Reprezentanţii acestei familii apar în Africa şi America de Sud abia în Pleistocen.

Urşii apar în Oligocenul mediu din Europa. Genul *Ursavus,* din Miocen, este de talie mică, dar în Cuaternar a trăit *Ursus spelaeus* (Fig. 230-I), ursul de peşteră, de până la 2,30 m lungime, mai înalt la greabăn şi cu craniul mai mare decât ursul brun actual.

Ordinul Pinnipedia

Cuprinde carnivore acvatice, cu membrele transformate în palete înotătoare, reprezentate în fauna actuală prin otarii, foci şi morse. Oasele stilopodului sunt scurte şi robuste, în timp ce autopodul s-a alungit (prin creşterea lungimii falangelor şi nu prin hiperfalangie) (Fig. 231-A). Scafoidul, lunarul şi centralul sunt fuzionate într-un os carpal, ca şi în cazul fisipedelor. Dentiţia este adaptată unui regim ihtiofag. Incisivii sunt reduşi, caninii dezvoltaţi (în cazul morselor transformaţi în colţi puternici), premolarii şi molarii slab diferenţiaţi.

Pinipedele îşi au originea în carnivore terestre ce aparţin Suprafamiliei Canoidea, care, în Oligocen, s-au adaptat la viaţa acvatică. Cel mai vechi gen de pinipede cunoscut este *Enaliarctos* (Oligocen superior-Miocen inferior), de 1,50 m lungime, din Familia Enaliarctidae, care prezintă afinităţi (carnasierele, camera timpanică) cu ursidele. Membrele la *Enaliarctos* aveau oasele scurte însă cu degetele alungite; oasele membrelor nu sunt turtite ca la pinipedele moderne.

Otariile (Otariidae) se cunosc din Miocenul superior (*Pithanotaria*), în strate vechi de 11 milioane de ani. Morsele (Odobenidae) apar acum circa 14 milioane de ani (*Neotherium, Imagotaria*), în Miocenul superior. Focidele (Phocidae) se cunosc din Miocenul mediu (*Leptophoca* şi *Montherium*). Genul

Phoca a fost descris şi din Pliocenul de la Măluşteni. Focidele prezintă afinităţi cu mustelidele, dintre carnivorele terestre. Otariile şi odobenidele au fost iniţial forme pacifice iar focile forme atlantice şi mediteraneene. O dată cu deteriorarea climei în Pliocen şi Pleistocen, cele trei familii şi-au extins arealul în lumea întreagă.

Un grup de pinipede, desprinse dintre enaliarctide şi cunoscute numai din Miocen (America de Nord, Asia de Est), când a fost larg răspândit, este reprezentat de Familia Desmatophocidae. *Allodesmus* (Fig. 231-B), unul dintre reprezentanţii cel mai bine cunoscuţi (2 m lungime), prezintă orbite mari, regiunea otică cu specializări la direcţionarea sunetelor sub apă, palete mari, coada foarte redusă.

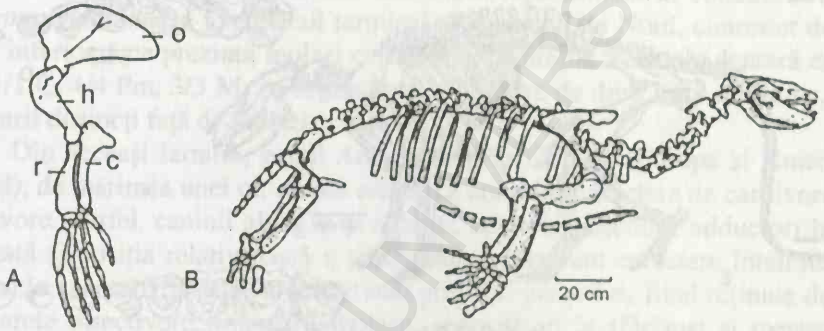


Fig. 231. Pinnipedia. A – modificări în structura scheletică a membrelor anterioare ale focilor în legătură cu adaptarea la înot (*Monachus tropicalis*, Actual); B – *Allodesmus*, Miocen inferior (A după King, 1964; B după Mitchell, 1975, din R. Carroll, 1988); c – cubitus; h – humerus; o – omoplat; r – radius.

Ordinul Condylarthra

Reprezintă un grup numeros şi heterogen de placentare erbivore sau omnivore, de talie mică şi mijlocie, din Cretacicul superior şi Terţiarul inferior. Astragalul prezintă un condil proeminent, rotunjit, în zona de articulaţie cu navicularul (= scafoid), caracter de care se leagă denumirea acestui ordin (Fig. 232-A).

Reprezentanţii acestui ordin prezintă caractere generalizate, ce se regăsesc la formele primitive din ordinele de copitate evoluate din condylarthre: creierul cu neopaliumul redus şi lobii olfactivi dezvoltaţi; dentiţia de obicei completă, cu molari scurţi, bunodonţi sau cu tendinţă de hipsodonţie şi aspect selenodont sau lofodont; caninii bine dezvoltaţi; orbitele deschise posterior.

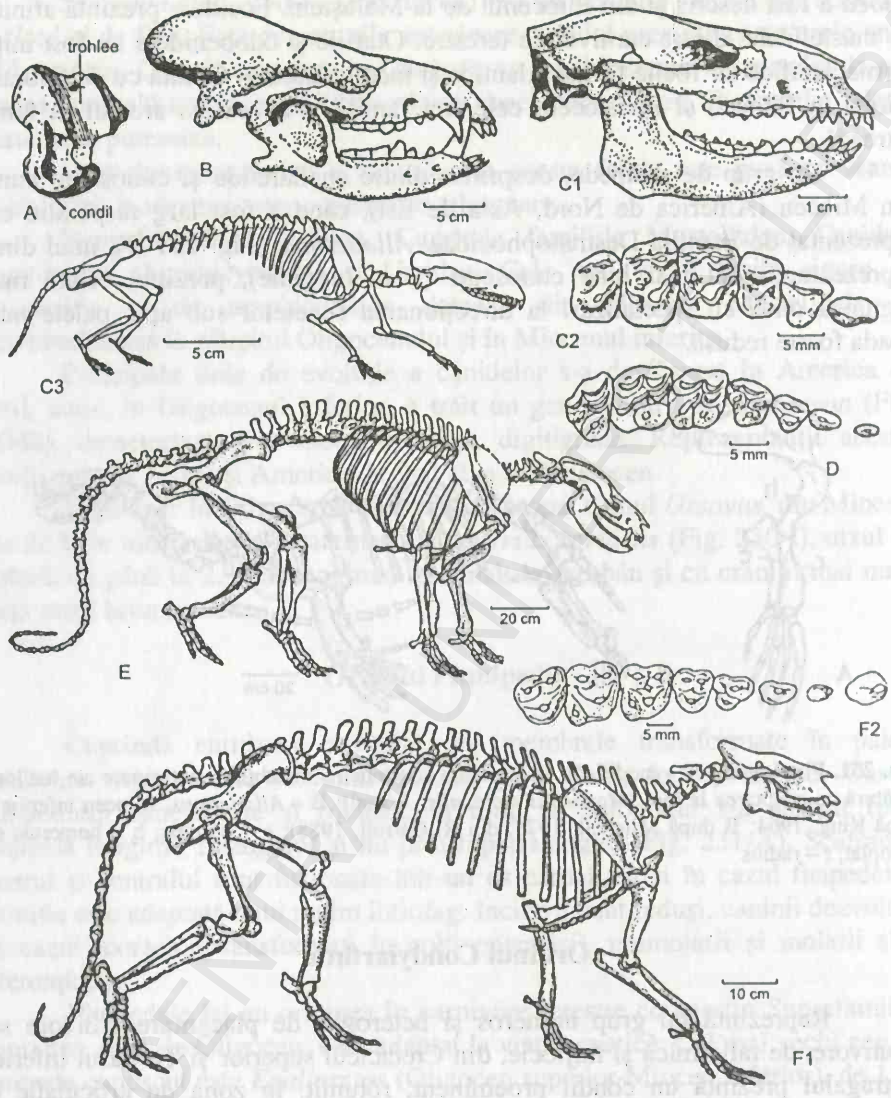


Fig. 232. Condylarthra. A – astragalul condilartrelor (*Hemithlaeus*, Paleocen, vedere anterioară); B – *Arctocyon*, Paleocen – un condilart primitiv; C – *Hyopsodus*, Eocen: craniul în vedere laterală (C1), dentiția superioară (C2) și scheletul reconstituit (C3); D – *Meniscotherium*, Paleocen superior-Eocen inferior – dentiția superioară; E – *Ectoconus*, Paleocen – scheletul reconstituit; F – *Phenacodus*, Paleocen superior-Eocen inferior, dentiția superioară (F1) și scheletul reconstituit (F2) (A după Mathew, din J. Piveteau, 1958; B după Russell, 1964, din R. Carroll, 1988; C1-C2, D și F1 după Mathew, din A. S. Romer, 1966; C3 după Gazin, 1968, din R. Carroll, 1988; E și F2 după Gregory, 1951 și 1957, din R. Carroll, 1988).

Membrele sunt relativ scurte, egal dezvoltate, pentadactile, plantigrade sau digitigrade, prevăzute cu gheare sau mici copite. Humerusul prezintă cavitate supratrochleară şi foramen entepicondilian; femurul prezintă cel de-al treilea trochanter (caractere de primitivitate). Cubitusul puternic iar peroneul este complet şi separat în întregime de tibie. Copitele sunt înguste cu aspect de gheare sau lăţite. Carpul şi tarsul este dispus atât seriat (*Phenacodus*) cât şi altern (*Tetraclaenodon* – gen mai primitiv decât precedentul), fapt care a generat discuţii asupra condiţiei primitive a bazipodului deoarece dispoziţia seriată este considerată mai primitivă. Coada este, în general, bine dezvoltată.

Prin caracterele colective pe care le prezintă, ordinul condylarthrelor reprezintă, totodată, un nivel de evoluţie cu reprezentanţi grupaţi în 10 familii.

Familia Arctocyonidae. Cel mai vechi reprezentant al condilarthrelor este *Protungulatum* din Cretacicul terminal al Americii de Nord, cunoscut după o falcă inferioară ce prezintă molari cu tuberculi rotunjiţi. Formula dentară este: 3/3 I, 1/1 C, 4/4 Pm, 3/3 M; ea reţine un număr mare de dinţi, fără diasteme, cu premolarii distincţi faţă de molari.

Din aceeaşi familie, genul *Arctocyon* (Fig. 232-B) (Europa şi America de Nord), de mărimea unei oi, are un craniu ce combină caractere de carnivore şi de erbivore. Astfel, caninii alungiţi şi ascuţiţi, camera muşchilor adductori bine dezvoltată şi poziţia relativ joasă a condilului dentar sunt caractere întâlnite la carnivorele avansate (aceste caractere sunt probabil primitive, fiind reţinute de la placentarele insectivore timpurii); molarii, specializaţi la sfărâmat şi mestecat, precum şi incisivii conformaţi pentru păscut sunt caractere de erbivor.

Din arctocyonidele primitive au evoluat, probabil, artiodactylele şi mesonychidele.

Familia Periptychidae. *Ectoconus* (Fig. 232-E) (Paleocen inferior, America de Nord). Prezintă caractere scheletice foarte primitive, putând reprezenta modelul de la care toate ungulatele au evoluat. Craniul este asemănător cu cel de la *Arctocyon,* cu dinţi masivi pentru sfărâmat. Membrele sunt pentadactile şi reţin toate oasele carpiene şi tarsiene, comune la placentarele primitive. Coada este lungă (formată din 24 vertebre). Talia mare, de circa 2 m, incluzând şi coada, este un caracter care în mod sigur nu este primitiv.

Familia Hyopsodontidae. *Hyopsodus* (Fig. 232-C) (Eocen, America de Nord) este o formă mică (de talia unui arici), cu membre scurte, nespecializate. Molarii sunt scurţi, cu cuspizi semilunari asemănători cu cei ai artiodactylelor primitive. Cifelli (1983) consideră că hyopsodontidele cuprind strămoşii unora, dacă nu ai tuturor ungulatelor sud-americane.

Familia Meniscotheriidae. Această familie cuprinde unele dintre cele mai specializate condylarthre, cu premolarii progresiv molariformi şi molarii de tip lofodont sau bunoselenodont (Fig. 232-D). Incisivii sunt tăioşi iar caninii slab

dezvoltaţi. Deşi prezintă aceste specializări dentare, meniscotheriidele nu sunt implicate în originea grupelor moderne de copitate. Un reprezentant mai bine cunoscut este *Meniscotherium* (Paleocen superior-Eocen inferior, America de Nord). Meniscotheriidele erau animale de talie mijlocie şi cu aspect de hiracoideu.

Familia Phenacodontidae. *Phenacodus* (Fig. 232-F) (Paleocen superior-Eocen inferior, America de Nord; Eocen inferior-mediu, Europa). Este un reprezentant de mărimea unei oi. Craniul este alungit (lung de 23,7 cm la *P. primaevus*), cu creastă sagitală; orbitele se găsesc la jumătatea lungimii craniului – caracter de primitivitate. Spre deosebire de *Ectoconus*, nazalele sunt scurte şi cu marginea anterioară retrasă. Dinţii posteriori au suprafeţe largi pentru măcinat, ca la primele equoidee. Molarii sunt bunodonţi, cu hipoconul bine dezvoltat (Fig. 232-F2). Membrele sunt relativ lungi, pentadactile dar nespecializate, cu degetele I şi V reduse (tendinţă spre tridactilie). Falangele distale sunt acoperite cu copite mici. Coada este formată dintr-un număr mare de vertebre, asemenea carnivorelor, caracter de primitivitate. Omoplatul este dezvoltat anterior, ca la ursidele actuale, şi prevăzut cu o scurtă apofiză coracoidă. Clavicula lipseşte. Humerusul este robust iar cubitusul este mai bine dezvoltat decât radiusul. Oasele carpiene şi tarsiene au dispoziţie seriată. Astragalul este asemănător cu cel de la carnivore: gât distinct, cap oval şi convex, articulaţia proximală cu un şanţ adânc mărginit de două creste bine dezvoltate. Phenacodontidele se consideră că ar fi strămoşii perisodactilelor.

Din familia asiatică Phenacolophidae, mai puţin cunoscută, este posibil să fi evoluat unele ungulate africane, printre care şi proboscidienii. Ultimele condylarthre dispar la începutul Miocenului.

Ordinul Notoungulata

Cuprinde cel mai mare grup de copitate sud-americane (13 familii cu peste 100 de genuri), cu morfologia corpului variată, cunoscute din intervalul Paleocen mediu-Pleistocen. Caracterele lor anatomice sugerează descendenţa notoungulatelor din condylarthre (în special structura craniului şi astragalul). Craniul este alungit şi aplatizat dorsal, cu regiunea auditivă dezvoltată, arcada zigomatică robustă iar orbitele deschise posterior. Dentiţia este aproape completă, uneori cu o scurtă diastemă în spatele caninilor, reduşi; incisivii sunt de obicei dezvoltaţi iar premolarii şi molarii, brevidonţi la formele primitive, tind să devină hipsodonţi la formele evoluate. Molarii superiori se caracterizează prin prezenţa a trei lofe dispuse în triunghi (Fig. 233-A). Premolarii au o tendinţă de molarizare. Membrele sunt digitigrade sau unguligrade; la formele primitive,

membrele sunt pentadactile şi plantigrade; prin reducerea degetelor laterale, ele devin tridactile şi cu simetrie mezaxonă. Peroneul se articulează direct la calcaneu, ca la artiodactile. Degetele sunt prevăzute cu copite mici sau gheare.

Notoungulatele aveau dimensiuni de la cea a unui iepure la cea a unui rinocer.

Familia Isotemnidae. O formă primitivă a acestei familii este *Thomashuxleya* (Fig. 233-B) (Eocen inferior), cu craniul mare şi dentiţia completă.

Familia Homalodotheriidae. *Homalodotherium* (Fig. 233-C) (?Oligocen superior-Miocen). Era o formă de talie mare, cu cap mic şi oasele nazale reduse; dinţii se dispun în serie continuă, cu tranziţie gradată de la incisivi la molari (aceştia fiind asemănători cu cei ai rinocerilor). *Homalodotherium* prezintă un interesant fenomen de convergenţă cu perisodactilele din suprafamilia Chalicotherioidea, membrele fiind prevăzute cu gheare, carpienele alungite (membrele au însă patru degete funcţionale şi nu trei ca la chalicotheri).

Familia Toxodontidae. *Toxodon* (Fig. 233-D) (Pliocen superior-Pleistocen). Era de mărimea unui rinocer (3 m lungime), cu aspect masiv, membre robuste, tridactile, unguligrade. Capul este mare şi se remarcă prin reducerea oaselor nazale, orbitele situate superior şi faţa alungită. Mandibula este masivă, înaltă, cu conturul posterior rotunjit. Dentiţia prezintă o scurtă diastemă prin dispariţia ultimului incisiv superior şi a caninului, precum şi a primului premolar inferior. Incisivii sunt spatuliformi. Dinţii aveau creştere continuă. Membrele sunt tridactile (cu primul metacarpian vestigial), cele anterioare mai scurte decât cele posterioare. Trăia în spaţii deschise şi alerga bine. A fost descoperit de Darwin.

Familia Typotheriidae. *Typotherium* (Fig. 233-E) (Pliocen-Pleistocen). La acest gen, craniul (în lungime de 30 cm) şi dentiţia sunt asemănătoare cu cele ale rozătoarelor (doi incisivi superiori arcuiţi). Clavicula este bine dezvoltată. Humerusul prezintă cel de-al treilea trochanter. Membrele anterioare sunt pentadactile, cele posterioare tetradactile.

Notoungulatele („ungulate sudice") au apărut, se pare, în Asia de Est în Paleocen (*Allostylops, Anastylops, Sinostylops*). În Paleocenul superior şi Eocen, au trecut în America de Nord (*Arctostylops*) şi apoi în America de Sud, unde au cunoscut o amplă dezvoltare evolutivă până în Pleistocen. Pe parcursul Eocenului, notoungulatele dispar definitiv din Emisfera Nordică, fiind înlocuite cu erbivore mai competitive (perisodactile şi artiodactile). În Pleistocen, notoungulatele dispar şi din America de Sud.

Ipoteza conform căreia ungulatele sud-americane (majoritatea incluse în Supraordinul Meridiungulata) au dispărut ca urmare a pătrunderii mamiferelor carnivore şi erbivore nord-americane, mai evoluate, prin restabilirea punţii continentale dintre cele două Americi la sfârşitul

Pliocenului este controversată. Acum circa 2,5 milioane ani a avut loc „marele interschimb faunistic american". 50% dintre mamiferele actuale ale Americii de Sud au venit din America de Nord şi 21% dintre mamiferele actuale ale Americii de Nord îşi au originea în America de Sud. Presupusa inferioritate a ungulatelor sud-americane în competiţia cu cele nord-americane nu este dovedită. Notoungulatele şi litopternele erau deja intrate în declin înainte de invazia nord-americană iar formele care au supravieţuit au dispărut mult mai târziu, împreună cu presupuşii lor competitori (mastodonţii, caii). Pe de altă parte, gliptodonţii, leneşii tereştri şi toxodonţii erau aşa de diferiţi faţă de formele nord-americane, încât este greu de imaginat cum ar fi putut intra ei în competiţie. După marele interschimb, în cele două Americi a urmat o etapă de extincţii de amploare apropiată.

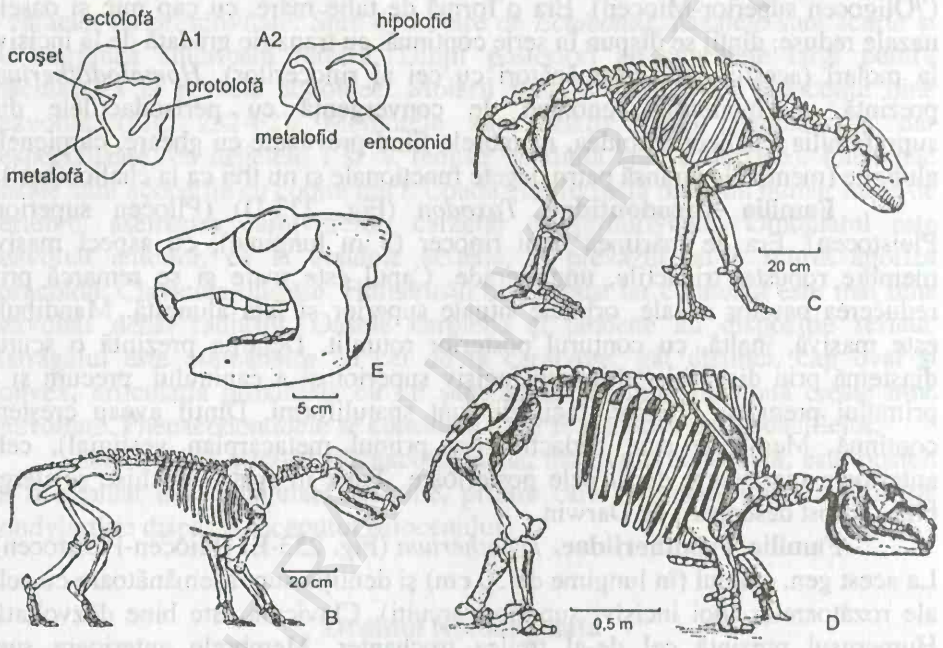


Fig. 233. Notoungulata. A – modelul lofelor la molarii superiori (A1) şi inferiori (A2); B – *Thomashuxleya*, Eocen inferior – un notoungulat primitiv; C – *Homalodotherium*, Miocen; D – *Toxodon*, Pleistocen; E – *Typotherium*, Pliocen-Pleistocen (A după Simpson, 1980, din R. Carroll, 1988; B după Simpson, 1967, din R. Carroll, 1988; C după Riggs, din R. Carroll, 1988; D din L. Davitaşvili, 1956; E din M. Filipescu, 1971).

Ordinul Litopterna

Cuprinde erbivore sud-americane cu aspect general asemănător cailor (paralelism evolutiv cu perisodactilele) sau cu cămilele. Craniul este alungit, asemănător celui de la condylarthre, cu orbitele închise; creierul era puţin

dezvoltat. Molarii sunt de tip bunolofodonți, bunoselenodonți sau lofodonți, dar, spre deosebire de ecvide sau cămile, au coroana scundă (cu tendință de hipsodonție la Macraucheniidae). Caninii reduși. Membrele sunt alungite, cu simetrie mezaxonă, tridactile sau chiar monodactile și în general digitigrade (Fig. 234-C1-C2). Carpul este serial sau aproape serial.

După structura membrelor și a regiunii nazale a craniului, litopternele cuprind două familii mai importante: Proterotheriidae și Macraucheniidae.

Familia Proterotheriidae. Cuprinde litopterne cu specializare spre monodactilia funcțională. Reducerea oaselor nazale este moderată. Molarii sunt bunoselenodonți.

Toatherium (Miocen inferior) se remarcă prin membrele monodactile (specializarea monodactilă este chiar mai avansată decât la equide) (Fig. 234-C2). Asemănarea cu caii este mare doar în privința membrelor însă nu și în privința trunchiului și a capului.

Diadiaphorus (Fig. 234-A) (Miocen inferior-Pliocen inferior) amintește prin forma corpului de rinocerul primitiv *Hyracodon*. Membrele se sprijineau pe sol pe radiul al treilea, puternic dezvoltat, dar erau prezente și degetele laterale (II și IV), complete, însă scurte și nefuncționale. Craniul este asemănător cu cel al oreodonților, dintre artiodactilele selenodonte primitive.

Familia Macraucheniidae. Cuprinde litopterne tridactile, cu toate cele trei degete funcționale. Regiunea nazală este mult modificată, deschiderile nazale deplasându-se, treptat, mult posterior între orbite, prin reducerea oaselor nazale. Gâtul este alungit. Molarii superiori complicați, cu creste și fosete, devin hipsodonți la genurile recente. Alura corpului amintește de cămile.

Theosodon (Fig. 234-B) (Oligocen superior-Pliocen inferior) este o formă asemănătoare cu cămilele din genul *Lama,* dar prezintă trei degete copitate, asemănătoare cu cele de la paleotheri. Craniul este alungit și îngust, cu nazalele scurte și deschiderea nazală orientată înainte. Dentiția este completă, molarii brachiodonți, cei inferiori de două ori mai înalți. Resturi numeroase provin din Miocen.

Macrauchenia (Fig. 234-D) (Pleistocen mediu-superior) a fost o formă de talie mare, atingând o înălțime la greabăn de 1,80 m. Craniul are porțiunea facială alungită, orbita închisă, arcul zigomatic scurt; cutia cranianã scurtă și rotundă. Deschiderea nazală externă (Fig. 234-D1) este situată între orbite și în sus, vertical față de deschiderea nazală internă, fapt care a sugerat prezența unei trompe destul de dezvoltate.

Cele mai vechi litopterne datează din Paleocenul superior și au avut dezoltarea maximă în Miocen. Ultimii reprezentanți dispar în Pleistocenul inferior.

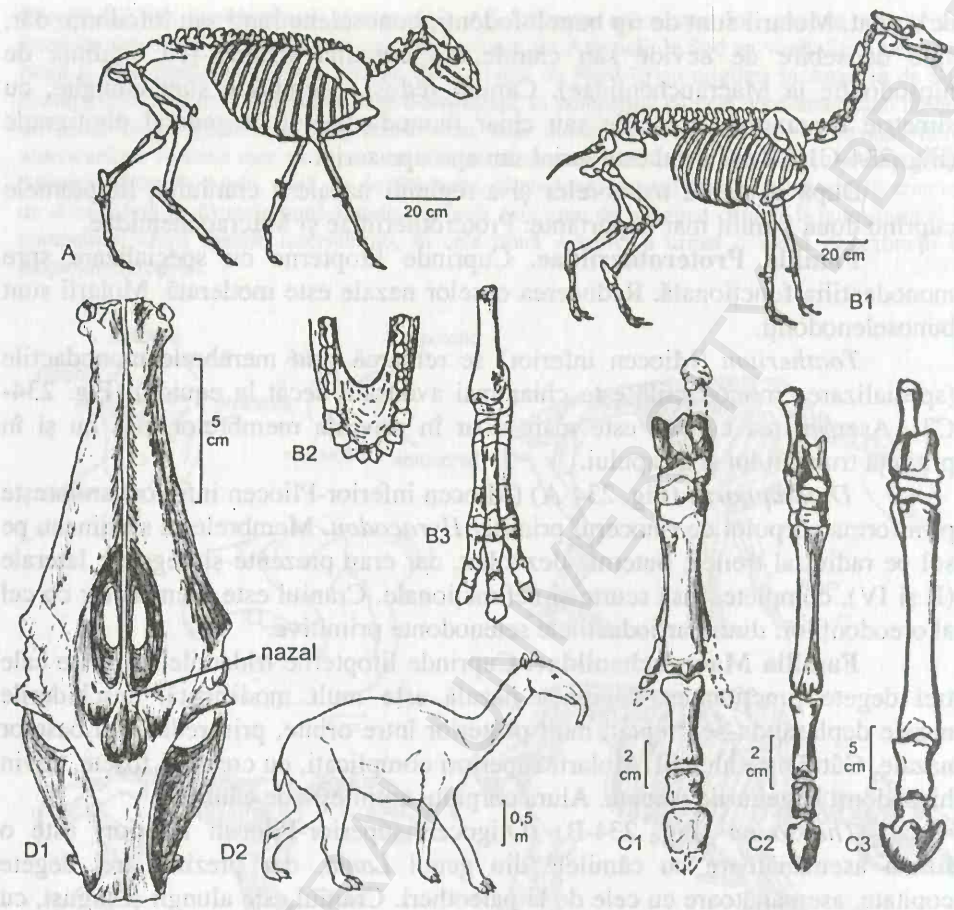


Fig. 234. Litopterna. A – *Diadiaphorus* – un litoptern cu membre de formă ecvidă, Miocen inferior-Pliocen inferior; B – *Theosodon* – un litoptern cu aspect camelid, Oligocen superior-Pliocen inferior (B1): mandibula (B2) şi membrul posterior (B3) şi scheletul reconstituit (C2); C – asemănarea în structura membrelor la litopterne şi ecvide: C1 – membrul posterior stâng la *Diadiaphorus majusculus* (Miocen, Patagonia); C2 – membrul posterior drept la *Thoatherium minusculum* (Miocen, Patagonia); C3 – membrul posterior drept la cal (*Equus*); D – *Macrauchenia* (Pleistocen, America de Sud): D1 – aspectul corpului reconstituit; D2 – craniul văzut dorsal (A1-A2 după Scott, din J. Piveteau, 1958; A şi B1 după Gregory, 1951 şi 1957, din R. Carroll, 1988; B2-B3 după M. Filipescu, 1971; D1 după Scott, din J. Piveteau, 1958; B2 după Bravard, din J. Piveteau, 1958).

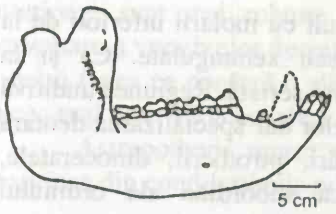


Fig. 235. ***Carodnia*****, Paleocen superior;** falca inferioară cu molari puternic bilofodonți (după Paula Couto, 1952, după R. Carroll, 1988).

Ordinul Xenungulata

Acest ordin a fost definit de Paula Couto (1952) pentru un singur gen de copitate sud-americane, *Carodnia* (Fig. 235), din Paleocenul superior. Acesta era o formă de talie mare care prezenta asemănări cu pantodontele, pyrotherii, uintatherii şi embrithopodele. Incisivii sunt în formă de daltă, caninii mari şi ascuțiți iar molarii parțial bilofodonți. De la craniu este cunoscută numai mandibula care are 39,2 cm lungime; aceasta este puternică, înaltă şi scurtă. Membrele sunt pentadactile şi robuste.

Relațiile filogenetice ale xenungulatelor nu sunt clarificate. Ele prezintă asemănări cu pyrotherii în ceea ce priveşte molarii bilofodonți şi structura tarsului. Humerusul, cunoscut fragmentar, aminteşte de *Uintatherium*. Se crede că xenungulatele au evoluat, împreună cu dinoceratele, dintr-un grup comun de condylarthre ajunse în America de Sud.

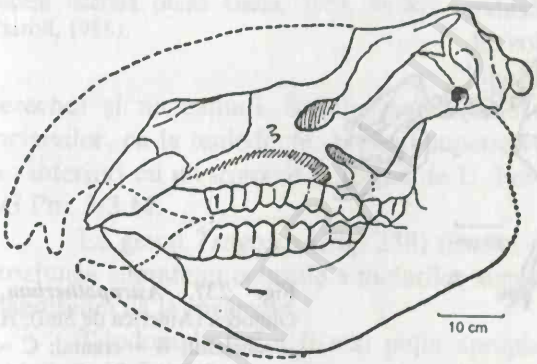


Fig. 236. Craniul de ***Pyrotherium*****, Oligocen superior** (după Lavocat, 1955, din Pearson, 1964).

Ordinul Pyrotheria

Cuprinde erbivore sud-americane de talie mare cu corpul alungit şi membre columnare, scurte, cunoscute din Paleocenul superior până în Oligocenul mediu. Singurul gen la care craniul este cunoscut este *Pyrotherium* (Oligocen superior). Acesta avea corpul masiv, de mărimea unui rinocer. Craniul, lung şi îngust, uşurat prin lacune aerifere, are proporțiile şi aspectul unui craniu de proboscidian (în special de *Palaeomastodon*) (Fig. 236).

Oasele nazale scurte şi deschiderea nazală orientată vertical sugerează prezența unei trompe. Orbita, deschisă, este foarte mică. Incisivii superiori (două perechi) şi incisivii inferiori externi sunt foarte dezvoltați şi transformați în defense. Mandibula este puternică, prevăzută cu o simfiză masivă. Molarii sunt

bilofodonți (două creste transversale) și seamănă mult cu molarii inferiori de la tapiri (perisodactile), deinotheri (proboscidieni) sau xenungulate. Ca și la proboscidieni și la embrithopode, tarsul are o structură seriată. Regiunea auditivă a craniului este asemănătoare cu cea a notoungulatelor dar specializarea dentară este mult diferită de a acestora. În unele lucrări, pirotherii, dinoceratele, xenungulatele și pantodontele sunt clasificate ca subordine ale ordinului Amblypoda.

Ordinul Astrapotheria

Grupează câteva genuri de erbivore sud-americane cunoscute din Paleocenul superior până la sfârșitul Miocenului. Craniul se deosebește de cel al celorlalte ungulate de pe acest continent prin regiunea facială foarte scurtă, cu premaxilare lipsite de dinți, caninii foarte dezvoltați (mai ales cei superiori), cu creștere continuă și transformați în defense. Între canini și premolari există o diastemă dezvoltată. Premolarii și molarii sunt lofodonți. Deschiderile nazale sunt situate în poziție posterioară, ca la proboscidieni, ceea ce sugerează prezența unei trompe. Tarsul are o structură alternă, ca la dinocerate.

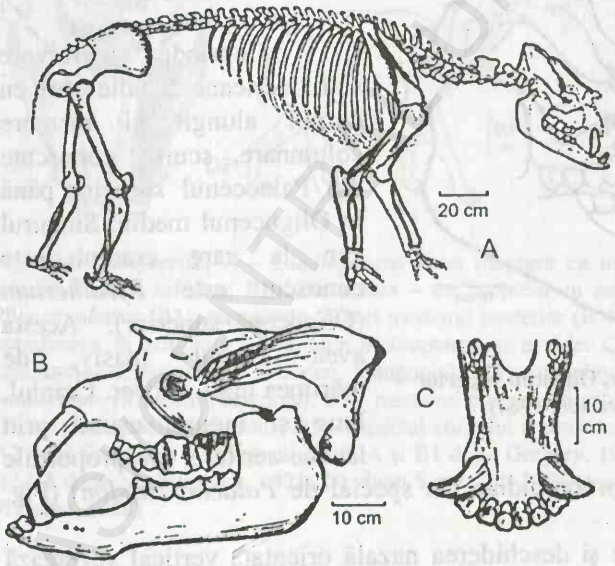


Fig. 237. *Astrapotherium*, Oligocen (America de Sud); A – scheletul; B – craniul; C – mandibula (A, B după M. Filipescu, 1971; C după Riggs, 1935 din R. Carroll, 1988).

Astrapotherium (Fig. 237) (Oligocen) era un reprezentant de peste 2 m lungime. Mandibula este foarte alungită. Formula dentară este 0/3 I, 1/1 C, 2/1 Pm, 3/3 M. Molarii sunt foarte asemănători cu cei de la rinoceri. Membrele

anterioare sunt mai robuste decât cele posterioare. Având în vedere slaba dezvoltare a vertebrelor dorsale față de cele cervicale și greutatea considerabilă a capului (ceea ce conferă o slăbiciune scheletului), s-a presupus că acest animal ducea mai mult viață acvatică.

Astrapotherii reprezintă o încercare nereușită în evoluția copitatelor desprinse din condilarthrele primitive.

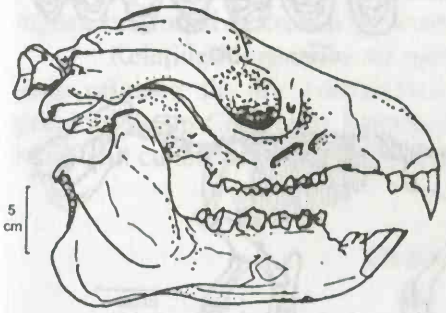


Fig. 238. *Trogosus* (Eocen). Craniul în vedere laterală (după Gazin, 1953, în R. Carroll, 1988).

Ordinul Tillodontia

Cuprinde erbivore de talie mijlocie cu membre plantigrade, pentadactile și prevăzute cu gheare puternice, cunoscute din intervalul Paleocen superior-Eocen mediu (America de Nord, Asia și Europa). Craniul este alungit, prevăzut cu o creastă sagitală înaltă și orbite deschise posterior; cavitatea cerebrală este redusă. Dinții anteriori, foarte dezvoltați, au formă de daltă, cei mai lungi fiind incisivii externi (din a doua pereche) și nu caninii. Smalțul se dispune numai pe suprafața anterioară a incisivilor, ca la teniodonte. Molarii superiori sunt trituberculați și brahiodonți, cei inferiori cu un trigonid în formă de U. Formula dentară este: 2/3-1 I, 1/1 C, 3/3 Pm, 3/3 M.

La genul *Trogosus* (Fig. 238) (Eocen inferior-mediu, America de Nord) eroziunea suprafeței ocluzale a molarilor sugerează o mișcare înainte și înapoi a mandibulei ca la rozătoare.

Tilodontele par a fi mai puțin apropiate de teniodonte și condilarthre, prezentând afinități cu un alt grup de erbivore arhaice – pantodontele.

Ordinul Pantodonta

Pantodontele au reprezentat un grup divers de placentare erbivore (11 familii) de mărimi diferite, de la cea a unui șobolan la cea a unui rinocer, fiind cunoscute din Paleocen până în Oligocenul inferior (America de Nord și Asia de Est). Dentiția este completă, lofodontă sau selenodontă; mandibula foarte robustă. Toate genurile prezintă lofe în formă de V pe premolarii 3 și 4 iar

molarii prezintă lofe în formă de W. Caninii sunt, în general, de talie mare. Dinţii nu prezintă urme de tocire avansată ceea ce sugerează o dietă constituită din material vegetal moale. Picioarele sunt scurte şi viguroase, pentadactile, prevăzute cu gheare sau copite. Humerusul este perforat (caracter reptilian).

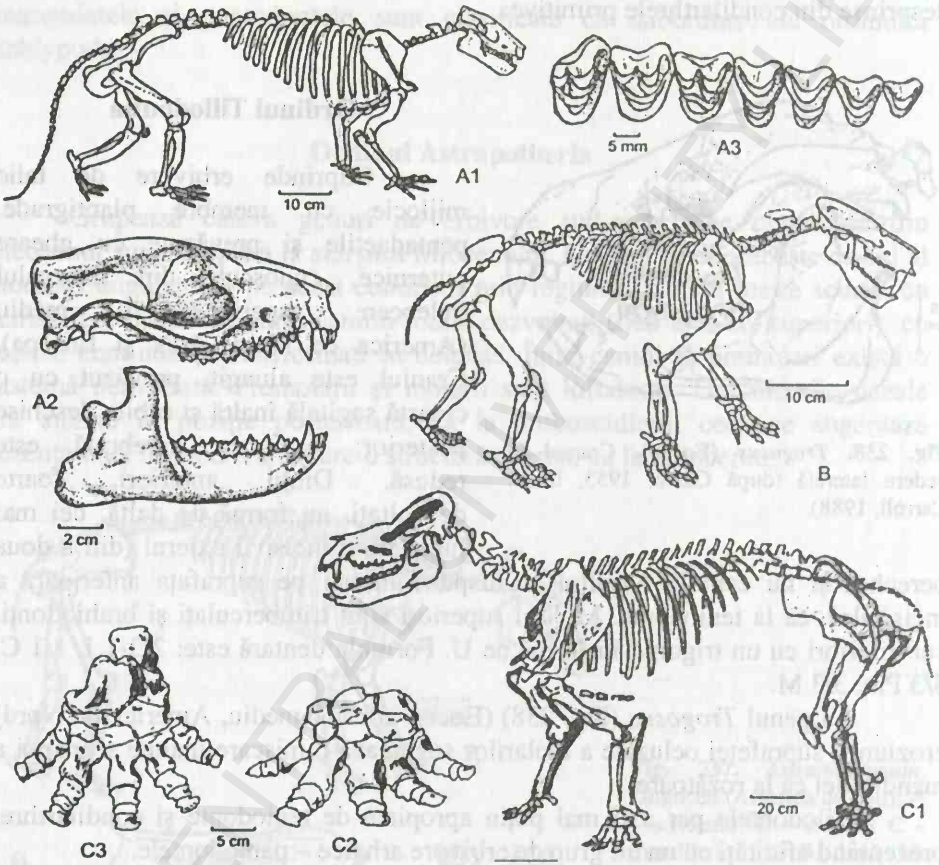


Fig. 239. Pantodonta. A – *Pantolambda*, Paleocen mediu: A1 – scheletul; A2 – craniul; A3 – seria premolarilor şi molarilor superiori; B – *Titanoides*, Paleocen mediu-superior; C – *Coryphodon testis*, Eocen inferior: C1 – scheletul; C2 – autopodul stâng; C3 – autopodul drept (A1 şi B după Simons, 1960, din R. Carroll, 1988; A2 după Matthew, din R. Carroll, 1988; A3 după Osborn, din A. S. Romer, 1966; C după Osborn, din J. Piveteau, 1958).

Pantolambda (Fig. 239-A) (Paleocen mediu, America de Nord), de talia unei oi, are craniul scurt şi larg, cutia craniană foarte mică, oasele nazale lungi. Molarii sunt triunghiulari, cu tuberculi selenoizi, caninii puternici. Gâtul şi membrele scurte.

Titanoides (Fig. 239-B) (Paleocen mediu-superior, America de Nord), era o formă de talie mare (craniul de 32,5 cm lungime), cu caninii superiori puternic dezvoltați, transformați în defense. Membrele anterioare prezintă gheare pentru săpat.

Coryphodon (Fig. 239-C) (Paleocen superior-Eocen mediu, America de Nord; Eocen inferior, Europa; Eocen inferior-mediu, Asia de Est) era un animal masiv, de talia unui rinocer. Capul este alungit, mai ales porțiunea facială. Acoperișul cranian diferă, în funcție de specie, fiind fie plat (*C. testis*), fie îngust, sub formă de creastă (*C. wortmani*).

Relațiile filogenetice ale pantodontelor nu sunt clarificate. Se crede că ar avea originea fie din condilarthre, de tip *Deltatherium,* fie din eutherieni primitivi de tip *Cimolestes,* împreună cu tilodontele. După forma astragalului și bazipodul cu dispoziție alternă, pantopodele se apropie de dinocerate.

Ordinul Dinocerata

Dinoceratele cuprind aproximativ 15 genuri de erbivore de talie mare, cu aspect greoi, care au trăit din Paleocen în Eocenul superior, în America de Nord și Asia de Est. Mărimea și proporțiile generale ale scheletului postcranian sunt asemănătoare cu cele ale pantodontelor. Craniul este foarte deosebit, la multe genuri prezentând un număr de protuberanțe osoase. Dentiția este completă. Molarii sunt brevidonți, cu un număr mic de lofe dispuse transversal. Membrele sunt masive, pentadactile, plantigrade și prevăzute, în general, cu copite. Fibula nu se articulează cu calcaneul. Oasele carpiene și tarsiene sunt dispuse altern. Astragalul cu gâtul redus sau absent. Dinoceratele au fost cele mai mari mamifere din Paleocen și Eocenul inferior.

Dinoceratele se clasifică în trei familii: Prodinoceratidae, Uintatheriidae și Gobiatheriidae.

Familia Prodinoceratidae. Cuprinde dinocerate arhaice cunoscute din intervalul Paleocen superior-Eocen inferior din America de Nord și Asia de Est (Gobi). Craniul este înalt și fără apofize. Creasta sagitală este foarte mare. Formula dentară este 3/3 I, 1/1 C, 3/4-3 Pm, ?3/3 M. Caninul superior în lamă de sabie. Trunchiul este lung, membrele scurte, coada lungă.

Mongolotherium (Fig. 240-A) (Eocen inferior, Asia de Est) este o formă de talie foarte mare (craniul măsoară 45 cm lungime). Crestele sagitală și occipitală sunt foarte dezvoltate.

Familia Uintatheriidae. Cuprinde animale de talie mare. Craniul este prevăzut cu una până la trei perechi de apofize în formă de coarne situate în

regiunile parietală, supraorbitară şi nazală. Nu prezintă creastă sagitală. Caninii superiori sunt mult alungiţi.

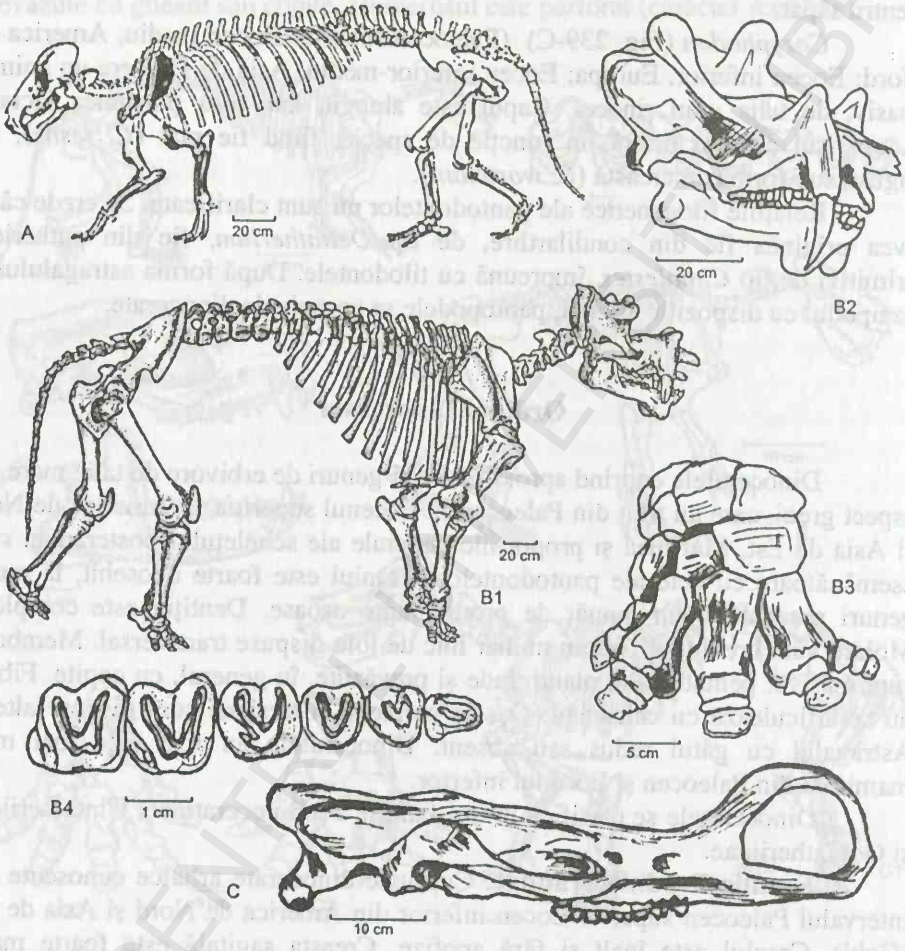


Fig. 240. Dinocerata. A – *Mongolotherium* (Eocen inferior, Asia de Est); B – *Uintatherium* (=*Dinoceras*) din Eocenul Americii de Nord: B1 – scheletul; B2 - craniul în vedere laterală; B3 – autopodul anterior stâng; B4 – seria premolarilor şi a molarilor superiori; C – craniul de *Gobiatherium* (Eocen mediu, Asia de Est) (B după Osborn şi Granger, din J. Piveteau, 1958; B1 după Gregory, 1957, din R. Carroll, 1988; B2 şi B3 după Osborn, din A. S. Romer, 1966; B4 după Marsh, din R. Lavocat în J. Piveteau, 1958; C după N. Mészáros şi I. Petrescu, 1976).

Uintatherium (= Dinoceras) (Fig. 240-B) (Eocen mediu, America de Nord), de talia unui rinocer, prezintă trei perechi de apofize pe craniu. Caninii

superiori, mult alungiți, sunt transformați la masculi în defense lungi de 15 cm (utilizate, probabil, ca și protuberanțele craniului în luptele între masculi). Molarii superiori prezintă două lofe dispuse în V iar molarii inferiori trei lofe transversale. Dinții posteriori sunt, în general, mici și asemănători cu cei de tapir. Formula dentară este 0/3 I, 1/1 C, 3/3 Pm, 3/3 M.

Familia Gobiatheriidae. Erau animale de talie mare cu craniul foarte scund, fără apofize parietale sau supraorbitare. Regiunea nazală se înalță în formă de arc sau prezintă o pereche de coarne mici. Creasta sagitală lipsește. Formula dentară este 0/3 I, 0/1 C, 3/3 Pm, 3/3 M.

Gobiatherium (Fig. 240-C) (Eocen mediu, Asia de Est) este singurul gen cunoscut din această familie. Craniul, foarte lung, măsoară 68 cm lungime.

Dinoceratele par a fi neînrudite cu ungulatele moderne. Ele au fost inițial clasificate împreună cu pantodontele, xenungulatele și pirotherii în Ordinul Amblypoda. De asemenea, au fost apropiate de arctocyonide și de anagalide. Relațiile filogenetice dintre aceste grupe de erbivore arhaice rămân însă incerte. Dinoceratele prezintă asemănări cu pantodontele, în ceea ce privește structura membrelor și dentiția, și cu xenungulatele prin molarii bilofodonți.

Ordinul Artiodactyla

Acest ordin cuprinde majoritatea copitatelor actuale (10 familii, 79 de genuri cu circa 185 de specii). Artiodactilele apar la începutul Eocenului și se diversifică pe parcursul Neozoicului în circa 28 de familii (Fig. 241). Sunt copitate tetradactile sau bidactile (cu excepția unor forme ancestrale pentadactile), la care axa de simetrie a piciorului trece întotdeauna printre degetele III și IV (Fig. 242-A). Metacarpienele și metatarsienele III și IV sunt mai alungite și, la formele avansate, fuzionează formând *osul canon* (Fig. 242-B). Peroneul se articulează la calcaneu (spre deosebire de perisodactyle care nu au această articulație). Majoritatea artiodactilelor prezintă coarne (caduce sau necaduce), dezvoltate pe oasele frontale. Dentiția este completă la formele primitive, cu incisivii și caninii bine dezvoltați; la formele evoluate, incisivii și caninii superiori se reduc sau chiar dispar, deseori dispărând și primul premolar. Premolarii rămân întodeauna mai mici și cu caractere morfologice diferite de cele ale molarilor. Molarii sunt bunodonți și brevidonți, la formele primitive, și devin hipsodonți și selenodonți, la formele evoluate, cu o etapă intermediară bunoselenodontă (Fig. 242-C).

Clasificare. Artiodactilele sunt clasificate în trei subordine: Palaeodonta, Suiformes și Selenodontia (Tab. 11).

Tabelul 11. Clasificarea artiodactilelor prezentate în text (Ordinul Artiodactyla)

Subordinul	Infraordinul	Suprafamilia	Familia
PALAEODONTA			Dichobunidae
			Helohyidae
SUIFORMES		Entelodontoidea	Cebochoeridae
			Entelodontidae
			Leptochoeridae
		Suoidea	Suidae
			Tayassuidae
		Hippopotamoidea	Anthracotheriidae
			Hippopotamidae
SELENODONTIA	TYLOPODA	Merycoidodontoidea	Agriochoeridae
			Merycoidodontidae
		Anoplotheroidea	Cainotheriidae
			Anoplotheriidae
		Cameloidea	Camelidae, Oromerycidae
		Tylopoda *incertae sedis*	Xiphodontidae
			Amphimerycidae
			Protoceratidae
	RUMINANTIA	Traguloidea	Hypertragulidae
			Leptomerycidae
			Gelocidae
			Tragulidae
			Moschidae
		Cervoidea	Palaeomerycidae
			Dromomerycidae
			Cervidae
			Giraffidae
		Bovoidea	Antilocapridae
			Bovidae

Subordinul Palaeodonta. Cuprinde cele mai vechi şi primitive artiodactile, cunoscute din Eocenul şi Oligocenul Americii de Nord şi Eurasiei. Mai importante sunt două familii: Dichobunidae şi Helohyidae.

Familia Dichobunidae. Grupează cei mai primitivi reprezentanţi ai artiodactilelor. Membrele conservă structura pentadactilă dar degetul I este redus. Dentiţia este în general completă, brevidontă, de tip bunodont sau bunoselenodont.

Diacodexis (Fig. 242-D) (Eocen inferior, America de Nord, Eurasia), de talia unui iepure, este cel mai vechi gen recunoscut ca artiodactil. Întregul schelet prefigurează structura artiodactilelor ulterioare dar apropierea de acestea se face mai ales pe baza configuraţiei astragalului care are ambele suprafeţe de articulare concave, atât cu tibia (proximal) cât şi cu navicularul şi cuboidul

(distal). O comparație între proporțiile membrelor la *Diacodexis* și ungulatele contemporane cu acesta indică faptul că acesta era mamiferul cu cea mai avansată specializare cursorială din Eocenul inferior. Elementele distale ale membrelor sunt mult alungite. Membrele posterioare sunt considerabil mai lungi decât cele anterioare. Fibula este redusă și, la unele exemplare, este fuzionată distal cu tibia. Metacarpienele și metatarsienele sunt foarte alungite; ele nu sunt fuzionate dar sunt strâns integrate unul cu altul într-o singură unitate funcțională. Metapodiile III și IV sunt cele mai mari iar degetele III și IV poartă cea mai mare parte din greutatea corpului. Degetele prezentau probabil mici copite.

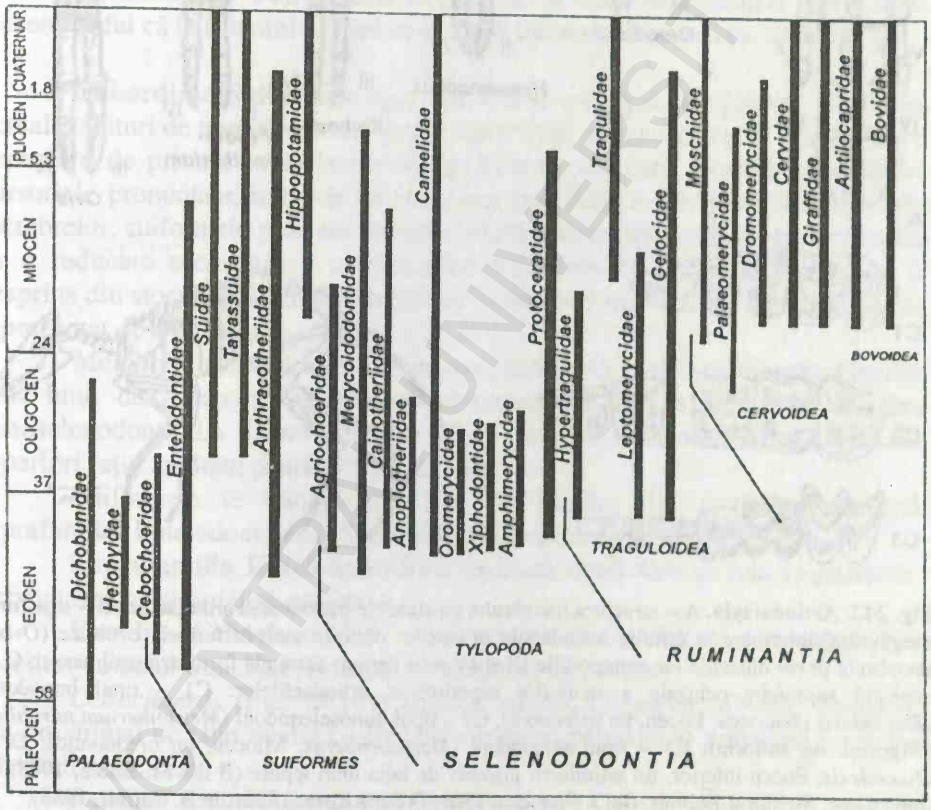


Fig. 241. Distribuția stratigrafică a familiilor de artiodactile (bazat pe R. Carroll, 1988 și M. Benton, 2000).

Spre deosebire de artiodactilele avansate, la *Diacodexis* clavicula se păstrează, ulna este completă și nefuzionată, cuboidul și navicularul rămân separate și se păstrează toate cele cinci degete. Ca și la condylarthre și

perisodactile, femurul prezintă cel de-al treilea trochanter, care va dispărea la celelalte artiodactile.

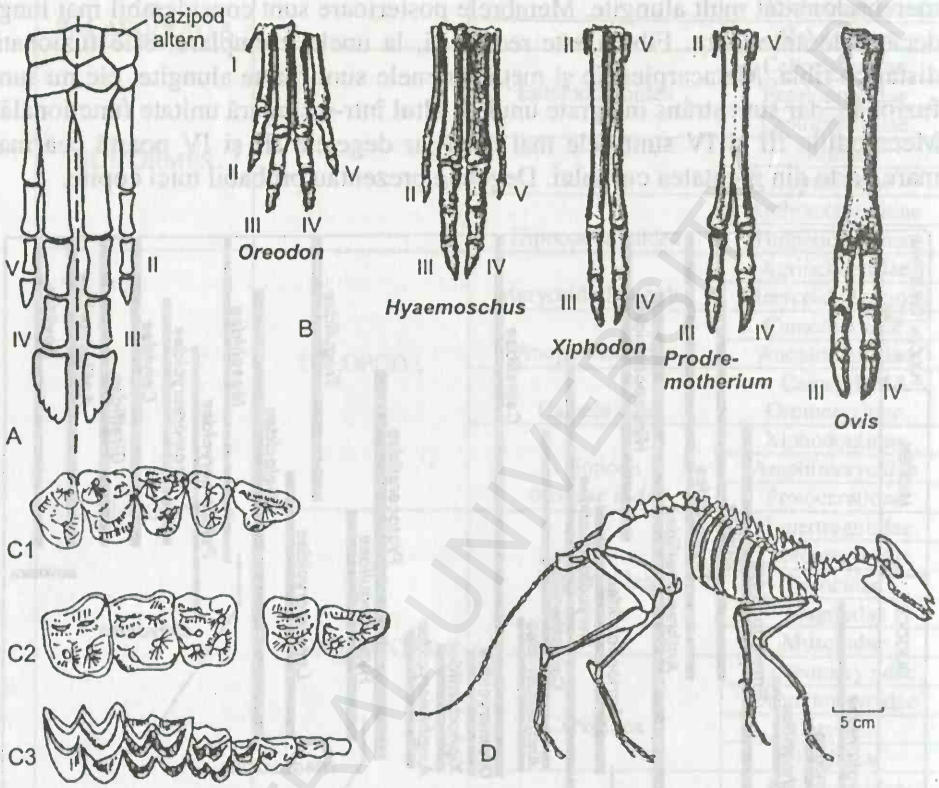


Fig. 242. Artiodactyla. A – structura membrului cu simetrie paraxonă la artiodactile; B – structura membrelor anterioare la diferite artiodactile în care se observă cum la formele evoluate (*Ovis*) membrele devin didactile iar metapodiile III şi IV prin fuziune între ele formează osul canon; C – aspectul suprafeţei ocluzale a molarilor superiori ai artiodactilelor: C1 – tipul bunodont (*Diacodexis chacensis*, Eocen, un paleodont); C2 – tipul bunoselenodont (*Metriotherium mirabile*, Oligocen, un suiform); C3 – tipul selenodont (*Merycochoerus*, Miocen, un oreodontid); D – *Diacodexis*, Eocen inferior, un artiodactil primitiv de talia unui iepure (B din M. Boule, 1905; C după Cope, Stehlin şi Loomis, din J. Piveteau, 1961; D după Rose, 1982, din R. Carroll, 1988).

Craniul şi dentiţia rămân foarte primitive. Craniul prezintă însă unele trăsături specifice artiodactilelor: porţiunea facială a lacrimalului mărită, orbitosfenoidul este extins şi separat de frontal prin alisfenoid, trigonidul molarilor inferiori este îngust deoarece paraconidul şi metaconidul sunt apropiaţi. Baza craniului reţine structura de bază al condylarthrelor.

Dentiția este completă, fără diasteme, cu un model ce poate fi derivat de la cel al condylarthrelor arctocyonide primitive – strămoșii posibili ai artiodactilelor. Cuspizii sunt rotunjiți iar molarii superiori păstrează configurația triangulară primitivă și sunt lipsiți de hipocon. Paraconul și metaconul sunt de tip bunodont, în timp ce protoconul și cei doi mici cuspizi (protoconulul și metaconulul) sunt ușor selenoizi.

Familia Helohyidae, cu reprezentanți asiatici din Eocenul mediu și superior, prezintă molari bulboși cu modelul cuspizilor primitiv. Sunt considerați strămoșii suiformelor.

Artiodactilele s-au diversificat intens în toate continentele nordice în Eocen, astfel că la sfârșitul acestei epoci erau individualizate circa 20 de familii.

Subordinul Suiformes. Aici sunt incluși porcii și hipopotamii din fauna actuală, alături de numeroase alte grupe fosile care s-au succedat în Terțiar. Spre deosebire de primele artiodactile de tip *Diacodexis*, care prezintă specializări cursoriale pronunțate, indicate de alungirea deosebită a elementelor distale ale membrelor, suiformele prezintă membre scurte; acest fapt poate fi interpretat fie ca o reducere secundară a capacităților cursoriale fie că suiformele s-ar fi desprins din stocul bazal al artiodactilelor la un nivel mult mai primitiv decât cel reprezentat de *Diacodexis*.

Membrele sunt tetradactile iar osul canon nu este încă format. Caninii sunt bine dezvoltați și au creștere continuă. Molarii sunt bunodonți sau bunoselenodonți. La Leptochoeridae (Suprafamilia Entelodontoidea), molarii superiori reține modelul primitiv trituberculat.

Suiformele se cunosc din Eocenul mediu. Ele se împart în trei suprafamilii: Entelodontoidea, Suoidea și Hippopotamoidea.

Suprafamilia Entelodontoidea prezintă două familii mai importante: Cebochoeridae și Entelodontidae.

Familia Cebochoeridae cuprinde forme primitive, asemănătoare porcilor, cu botul trunchiat și canini asemănători incisivilor.

Cebochoerus (Fig. 243-A) (Eocen mediu, Oligocen inferior, Europa). Era un animal de talie medie cu molarii superiori pătratici și prevăzuți cu patru tuberculi principali.

Familia Entelodontidae. Entelodonții sau „porcii giganți" au trăit în intervalul Eocen superior-Miocen, fiind comuni în America de Nord și Eurasia. În Oligocen au avut reprezentanți de talie mare cu craniul de aproape 1 m lungime. Caracteristică este dezvoltarea unor apofize osoase pe falca inferioară și arcadele zigomatice, ca la *Archaeotherium* (Fig. 243-B) din Oligocenul Americii de Nord.

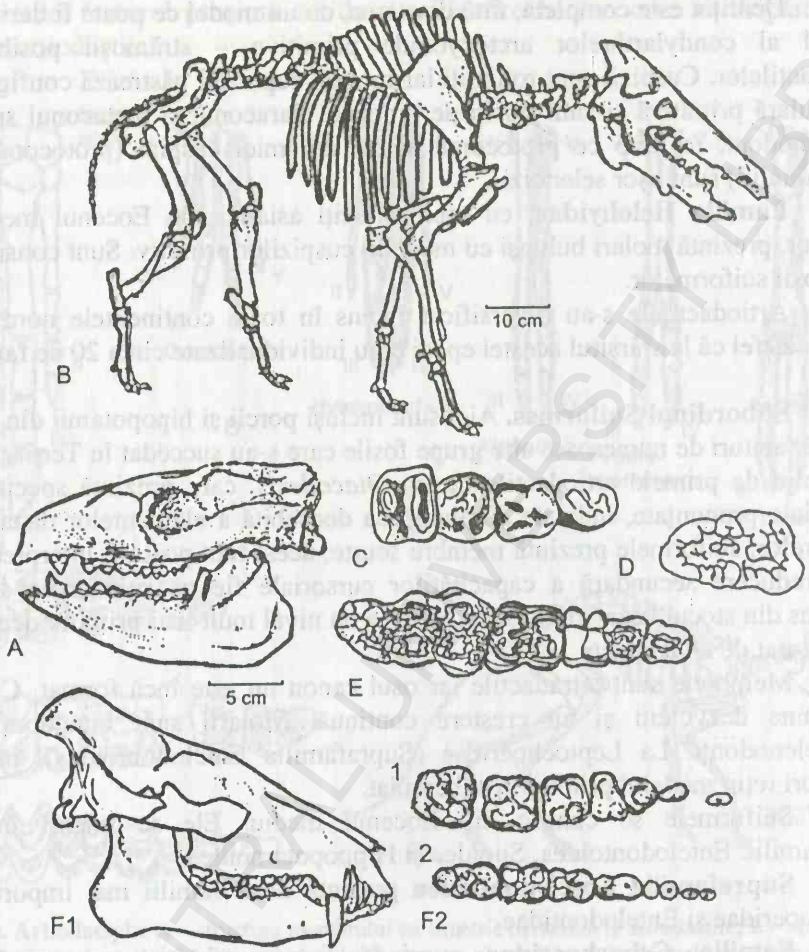


Fig. 243. Suiformes. Cebochoeridae. A – *Cebochoerus*, Eocen mediu-Oligocen inferior – craniul în vedere laterală; **Entelodontidae.** B – *Archaeotherium*, Oligocen; **Suidae.** C – molari de *Listriodon splendens*, Miocen; D – *Sus*, Pliocen – ultimul molar superior; E – modelul complicat al molarilor de *Nyanzachoerus*, Miocen-Pliocen; **Tayassuidae.** F – *Perchoerus*, Oligocen; F1 – craniul la care se vede cum caninii sunt dezvoltați drept, în jos; F2 – dentiția superioară (1) și cea inferioară (2) (A după Pearson, din J. Piveteau, 1961; B, E și F1 după Scott, 1940, din R. Carroll, 1988; C din V. Barbu, 1968; D din L. Moret, 1940; F2 după Harris și White, 1979, din R. Carroll, 1988).

Entelodon (Oligocen, Eurasia), de 3 m lungime, avea râtul lung, canini mari, premolari robuști și molari bunoselenodonți.

Suprafamilia Suoidea. Cuprinde două familii: Suidae şi Tayasuidae.

Familia Suidae. Are reprezentanţi răspândiţi numai în Lumea Veche şi cunoscuţi din Oligocenul inferior al Europei. Primul deget de la membrul anterior a dispărut. Membrele au patru degete, din care numai două sunt funcţionale (III şi IV). Craniul este alungit spre partea anterioară şi înălţat posterior. Dentiţia este completă. Molarii rămân bunodonţi dar modelul cuspizilor poate deveni foarte complicat ca la *Nyanzachoerus* (Miocen superior, Europa; Miocen-Pliocen inferior, Africa) (Fig. 243-E). Caninii superiori se curbează în exterior şi în sus. În Miocenul din Transilvania se cunoaşte genul *Listriodon*, cu canini foarte dezvoltaţi şi molari cu mai mulţi tuberculi (Fig. 243-C). Mistreţul (*Sus*) este cunoscut din Miocenul superior al Eurasiei; el se caracterizează prin canini foarte puternici, în trei muchii, curbaţi în sus şi în afară, iar molarii prezintă, pe lângă cei patru tuberculi principali, numeroşi tuberculi mărunţi (Fig. 243-D).

Familia Tayassuidae. Cuprinde porcii „pecari" din fauna actuală a Americii Centrale. Caninii superiori sunt mai mici decât la suide, drepţi, îndreptaţi în jos şi fără creştere continuă (Fig. 243-F - *Perchoerus*). Toţi cei trei incisivi sunt reţinuţi pe ambele maxilare. Molarii sunt mai puţin complecşi decât cei de la suide. *Platygonus* (Pliocen-Pleistocen, America de Nord şi de Sud) are metacarpienele şi metatarsienele fuzionate şi prezintă numai două degete la ambele perechi de picioare. Genul actual *Tayassu* (Pleistocen-Actual, America de Sud şi de Nord) este mai primitiv, păstrând patru degete la membrele anterioare şi trei la membrele posterioare.

Taiasuidele ar putea avea o origine comună cu suidele, dar primii pecari provin din Oligocenul inferior al Americii de Nord. Ei sunt prezenţi în Europa din Oligocenul mediu în Miocen, şi pătrund în America de Sud în Pleistocen.

Suprafamilia Hippopotamoidea cuprinde două familii: Anthracotheriidae şi Hippopotamidae.

Familia Anthracotheriidae. Printre suiforme, primul grup care devine numeros a fost cel al anthracotheriilor. Primele forme erau animale mici (cât un porc), cu molari bunodonţi (Fig. 244-B2), dar ultimele genuri au atins mărimea hipopotamilor şi aveau molari selenodonţi (Fig. 244-A3). Picioarele erau scurte şi robuste, fără adaptări cursoriale. Metapodiile sunt scurte şi nefuzionate; membrele anterioare sunt pentadactile iar cele posterioare tetradactile. Reprezentanţi avansaţi ai acestui grup au fost descoperiţi în depozite ce sugerează că duceau o viaţă amfibie.

Anthracotherium (Fig. 244-B) (Eocen superior-Miocen mediu, Eurasia) avea peste 2,50 m lungime şi 1,25 m înălţime, craniu masiv, incisivi mari, canini robuşti şi molari bunoselenodonţi.

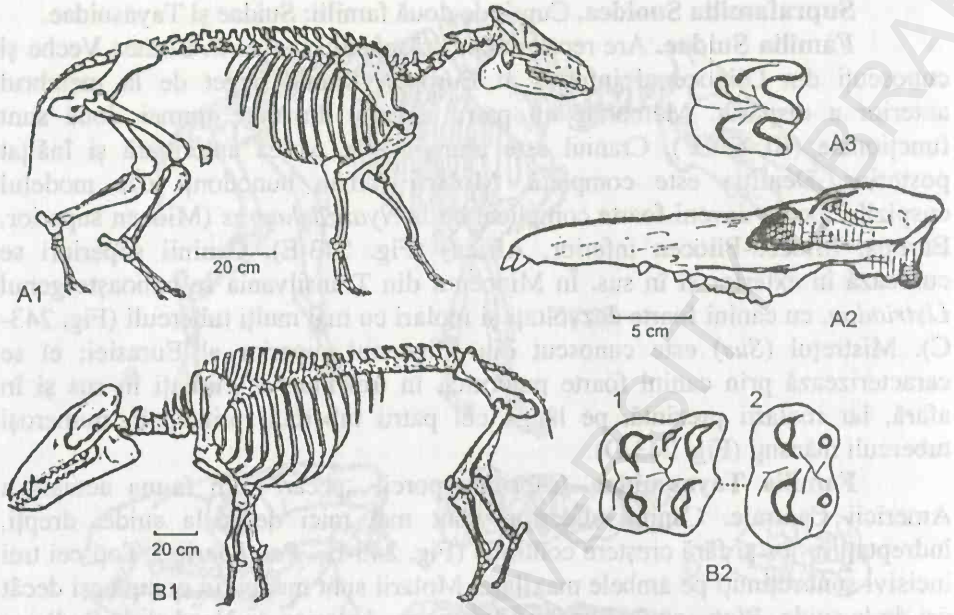


Fig. 244. Anthracotheriidae. A – *Ancodus*, Oligocen: A1 – scheletul; A2 – craniul; A3 – molar superior; B – *Anthracotherium*, Eocen superior-Miocen mediu: B1 – scheletul; B2 – molari superior şi inferior (A1 după Scott, 1894, din R. Carroll, 1988; A2, A3 şi B2 din L. Moret, 1940; B1 după Khowalevsky, din Lavocat, 1955).

Ancodus (Fig. 244-A) (Oligocen, America de Nord) avea circa 1,50 m lungime. Regiunea facială a craniului este alungită iar dentiţia hipsodontă şi bunoselenodontă.

Anthracotherii se pare că provin din helohyidele asiatice din Eocenul mediu. În Eocenul superior erau răspândiţi în Asia, în Oligocen inferior-Miocen inferior sunt comuni în Europa şi America de Nord iar din Oligocen inferior-Pliocen sunt frecvenţi în Africa. Ultimii dispar în Pleistocen, în Asia.

Genul *Merycopotamus* din Miocen superior-Pliocen (Africa, Asia de Sud) face legătura între această familie şi Hippopotamidae. Acest gen prezintă, mai mult decât alte genuri de anthracotheri, o bordură ce delimitează o depresiune la unghiul mandibulei (caracter de hipopotamid); caninii superiori şi inferiori, precum şi incisivii inferiori şi laterali sunt considerabil măriţi, mai ales la masculi.

Familia Hippopotamidae. Cuprinde artiodactile cu corp masiv, greoi, cu craniu alungit, ce poartă orbitele şi narinele pe partea superioară. Hipopotamii reţin formula dentară primitivă a ungulatelor: 3/3 I, 1/1 C, 4/4 Pm, 3/3 M. Caninii, puternici, sunt transformaţi în defense; cei superiori se deosebesc prin

prezența unui șanț posterior adânc. Molarii prezintă un model în formă de trifoi (Fig. 245-C2) prin care se deosebesc clar de cei de la anthracoteri. Formele actuale au câte patru incisivi pe maxilarul superior (tetraprotodonte) (Fig. 245-B) dar formele fosile, din Miocen, au câte șase incisivi pe maxilarul superior (hexaprotodonte) (Fig. 245-A).

Primii hipopotami aveau membre subțiri, fiind animale mai agile și mai puțin amfibii decât formele actuale.

Genul modern *Hippopotamus* (Pliocen inferior-Actual, Africa, Eurasia) are formula dentară redusă la 2/1 I, 1/1 C, 3/3 Pm, 3/3 M. La acesta, craniul este foarte mare, cu orbitele situate în poziție mult posterioară și dorsală (Fig. 245-C1). Succesul evolutiv al hipopotamilor în Africa pare să fie corelat cu declinul local al anthracoterilor iar specializarea la viața acvatică s-ar datora competiției cu bovidele, care au devenit tot mai numeroase spre sfârșitul Neozoicului.

Hipopotamii, reprezentați astăzi prin două genuri, au lăsat resturi fragmentare ale primilor săi membri din Miocenul inferior (acum 18 milioane ani) în Africa. În Pliocen și Pleistocen au ocupat o arie geografică foarte vastă în Eurasia, din Java și China până în Anglia. În Pliocenul din insulele Mării Mediterane s-au descoperit forme pitice de hipopotami.

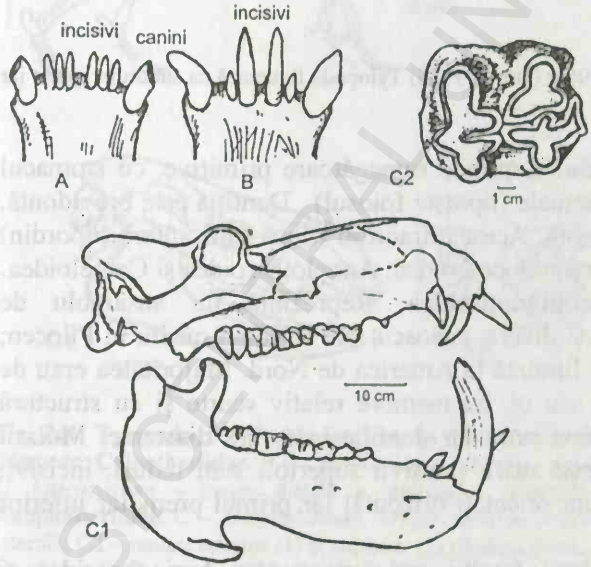


Fig. 245. Hippopotamidae. A-B – comparație între dentiția anterioară a unui hipopotam hexaprotodont (A) și a unuia tetraprotodont (B); C – *Hippopotamus amphibius*, Actual: C1 – craniul în vedere laterală; C2 – molar superior prezentând uzura în formă de trifoi, caracteristică (după Blainville, din Lavocat și colab., 1966).

Subordinul Selenodontia. Rumegătoarele reprezintă cea mai mare parte a artiodactilelor actuale și fosile. Sunt forme cu mod de hrană exclusiv erbivor, majoritatea didactile. Dentiția se caracterizează prin molari cu creste semilunare

(selenodonte) ce manifestă tendința de hipsodonție; dinții anteriori (incisivii și caninii) se reduc până la dispariția lor totală la unele grupe. Dentiția selenodontă a apărut pe căi diferite la artiodactilele din Eocenul superior dar toate derivând din modelul dentar al dichobunidelor Homacodontinae. În asociație cu schimbările morfologice ale molarilor, s-a alungit porțiunea facială a craniului, apărând spații libere în spatele incisivilor și între canini și primii premolari. Incisivii superiori sunt reduși sau absenți. Incisivii inferiori și caninii sunt mici, spatulați și îndreptați înainte, probabil pentru păscutul mai eficient al vegetației. La unele grupe, caninii inferiori încep să se asemene cu incisivii iar primul premolar inferior devine mare și caniniform.

La tipurile primitive, radius și ulna nu sunt fuzionate, metapodiile rămân separate iar membrele anterioare păstrează cinci degete iar cele posterioare patru; la tipurile avansate, metapodiile III și IV, prin fuziune, vor forma osul canon. La formele primitive, orbita este parțial închisă posterior. Apofiza mastoidă este orientată lateral.

Stomacul este compartimentat (în trei sau patru camere), mărindu-se astfel capacitatea de depozitare a vegetației, care este ulterior regurgitată pentru a fi complet masticată.

Clasificare. Subordinul Selenodontia se împarte în două infraordine: Tylopoda și Ruminantia.

În unele lucrări (Pearson, 1964, Carroll, 1988) Tylopoda figurează ca subordin aparte iar Traguloidea ca infraordin.

Infraordinul Tylopoda. Cuprinde rumegătoare primitive, cu stomacul tricompartimentat la formele actuale (lipsește foiosul). Dentiția este brevidontă, bunoselenodontă sau selenodontă. Acest infraordin (după unii autori subordin) cuprinde trei suprafamilii: Merycoidodontoidea, Anoplotheroidea și Cameloidea.

Suprafamilia Merycoidodontoidea. Reprezintă un ansamblu de rumegătoare primitive comun și divers, cunoscut din Eocenul mediu în Pliocen; ele au avut o răspândire strict limitată la America de Nord. Majoritatea erau de talia și proporțiile unui porc sau oi, cu membre relativ scurte și cu structură primitivă. Craniul facial rămâne scurt iar dentiția este fără diasteme. Molarii prezintă, în general, patru creste mari. Incisivii superiori sunt reduși, incisivii inferiori și caninii inferiori sunt orientați orizontal iar primul premolar inferior preia rolul de canin.

Aici sunt cuprinse două familii mai importante: Agriochoeridae și Merycoidodontidae (Oreodontidae).

Familia Agriochoeridae cuprinde forme la care se constată o dezvoltare progresivă a selenodonției, o molarizare a premolarilor și reducerea hipoconului.

Falangele unguale sunt lungi şi turtite lateral, asemănătoare mai mult cu nişte gheare decât cu nişte copite (*Agriochoerus*, Oligocen inferior-Miocen inferior).

Familia Merycoidodontidae (Oreodontidae). Cuprinde oreodonţii, rumegătoare primitive, cu aspect suin dar cu molari selenodonţi, numiţi de aceea şi „porci rumegători". Membrele erau tetradactile, cele anterioare putând păstra degetul I mult redus.

Merycoidodon (= *Oreodon*) din Oligocen (Fig. 246-A) săpa galerii subterane unde se ascundea de marile carnivore creodonte (*Hyaenodon*), la fel ca unele rozătoare actuale, aşa după cum o dovedesc resturile fosilizate ale scheletelor şi urmele vechilor galerii.

În Oligocen şi Miocen oreodonţii erau forme foarte comune şi diverse (11 subfamilii), care trăiau în turme imense.

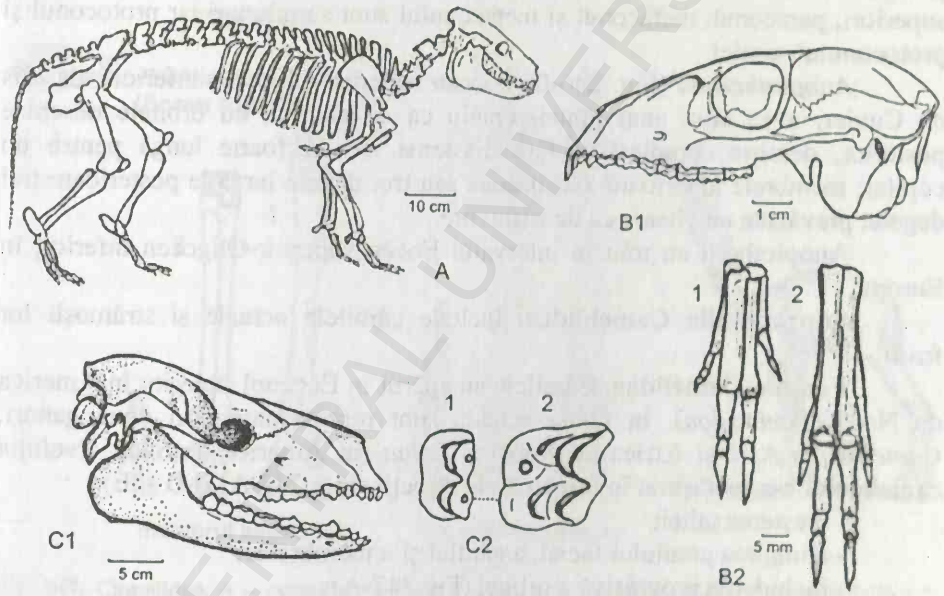


Fig. 246. Tylopoda. Merycoidodontidae (= Oreodontidae). A – *Merycoidodon* (= *Oreodon*), Oligocen; **Cainotheriidae.** B – *Cainotherium*, Oligocen mediu-Miocen mediu: B1 – craniu; B2 – *C. laticurvatum* – partea distală a membrelor anterioare (1) şi a celor posterioare (2); **Anoplotheriidae.** C – *Anoplotherium*, Eocen superior-Oligocen inferior: C1 – craniul în vedere laterală; C2 – molari inferior (1) şi superior (2) (A după Scott, 1940, din R. Carroll, 1988; B1 după Hürzeler, din Lavocat, 1955, B2 după Hürzeler, din J. Piveteau, 1961; C1 după Blainville şi Gaudry, din A. S. Romer, 1966; C2 din L. Moret, 1940).

Suprafamilia Anoplotheroidea. Al doilea ansamblu de artiodactile primitive bunoselenodonte şi selenodonte, mai puţin divers, este cunoscut din

Europa şi a fost contemporan cu merycoidodontoideele americane. Sudre (1977) aşază în această suprafamilie cainotheriidele şi anoplotheriidele, la care se adaugă trei familii cu poziţie sistematică mai puţin clarificată.

Familia Cainotheriidae. Cuprinde forme de talie mică, apropiată de cea a unui iepure, cu membre subţiri, cele anterioare pentadactile iar cele posterioare tetradactile şi terminate cu gheare (*Cainotherium,* Oligocen mediu-Miocen mediu, Fig. 246-B). Craniul prezintă regiunea auditivă mărită şi umflată iar dentiţia este completă, incisivii inferiori fiind îndreptaţi înainte ca la suide. La formele timpurii, molarii sunt brevidonţi şi de tip bunoselenodont, iar la formele ulterioare, subhipsodonţi şi de tip selenodont.

Cainotherii se cunosc din perioada Eocen superior-Miocen mediu.

Familia Anoplotheriidae. Cuprinde erbivore bunoselenodonte care prezintă unele caractere arhaice printre selenodonte. În cadrul molarilor superiori, paraconul, metaconul şi metaconulul sunt semilunari iar protoconul şi protoconulul, conici.

Anoplotherium (Fig. 246-C) (Eocen superior-Oligocen inferior), descris de Cuvier, avea talia unui ponei, craniu ca de cămilă, cu orbitele deschise posterior, dentiţie completă şi fără diasteme, coada foarte lungă pentru un copitat; membrele anterioare aveau două sau trei degete iar cele posterioare trei degete, prevăzute cu gheare ca de carnivore.

Anoplotherii au trăit în intervalul Eocen superior-Oligocen inferior, în Europa.

Suprafamilia Cameloidea. Include cămilele actuale şi strămoşii lor fosili.

Familia Camelidae. Cămilele au apărut în Eocenul superior în America de Nord (*Poebrodon*). În fauna actuală sunt reprezentate prin două genuri, *Camelus* (în Asia şi Africa de Nord) şi *Lama* (în America de Sud). Evoluţia camelidelor s-a desfăşurat în următoarele direcţii (Fig. 247-A, B-D şi E):

- creşterea taliei;
- alungirea craniului facial, a gâtului şi a membrelor;
- închiderea progresivă a orbitei (Fig.247-A);
- creşterea înălţimii coroanei dentare;
- reducerea premolarilor (cu excepţia primului premolar);
- reducerea degetelor laterale şi realizarea didactiliei (Fig. 247-E);
- formarea osului canon (Fig. 247-E).

Spre deosebire de alte rumegătoare actuale, camelidele păstrează o pereche de incisivi pe maxilarul superior şi un canin, redus. Molarii sunt selenodonţi. Toţi reprezentanţii acestei familii sunt lipsiţi de coarne. Cămilele actuale se deosebesc de alte artiodactile prin faptul că ele calcă pe toată lungimea degetelor, acestea având o poziţie aproape plană pe sol.

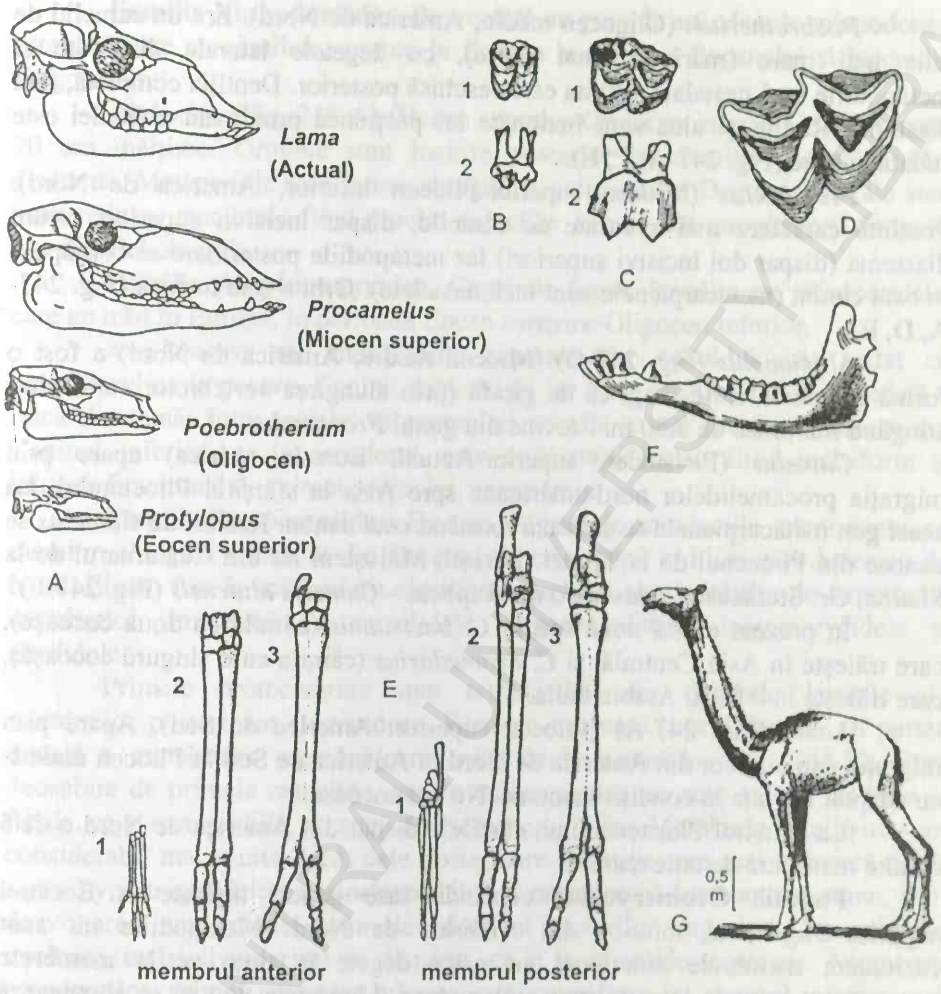


Fig. 247. Camelidae. A – evoluția trăsăturilor craniene la camelide; B-D: evoluția molarilor la camelide (1 – suprafață ocluzală; 2 – vedere laterală): B – *Protylopus*, Eocen superior; C – *Poëbrotherium*, Oligocen, D – *Procamelus*, Miocen-Pliocen; E – autopodul membrelor anterioare și posterioare la *Protylopus* (1), *Poëbrotherium* (2) și *Procamelus* (3); F – falca inferioară de *Camelus alutensis*, Cuaternar; G – *Alticamelus*, Miocen mediu (A din L. Davitașvili, 1956; B-D după Scott, din J. Piveteau, 1961; E după Wortman, din A. S. Romer, 1966, cu completări de E. Hanganu și colab., 1983; G după Colbert, din D. Grigorescu, 1980).

Protylopus (Eocen superior, America de Nord) era o formă de talie mică, tetradactilă, cu dentiție completă; metapodiile nefuzionate (Fig. 247-A, B, E).

Poëbrotherium (Oligocen mediu, America de Nord). Era un camelid de talie mai mare (mărimea unei capre), cu degetele laterale dispărute şi metapodiile încă nesudate. Orbita este deschisă posterior. Dentiţia completă, fără diasteme. Radius şi ulna sunt fuzionate iar porţiunea proximală a fibulei este sudată la tibie (Fig. 247-A, C, E).

Procamelus (Miocen superior-Pliocen inferior, America de Nord). Prezintă caractere mai avansate de camelid: dispar incisivii superiori, apare diastema (dispar doi incisivi superiori) iar metapodiile posterioare se contopesc în osul canon (metacarpienele sunt încă nesudate). Orbita este închisă (Fig. 247-A, D, E).

Alticamelus (Fig. 247-G) (Miocen mediu, America de Nord) a fost o formă cu gâtul foarte lung, ca de girafă (prin alungirea vertebrelor cervicale), atingând înălţimea de 3,50 m. Provine din genul *Procamelus.*

Camelus (Pleistocen superior-Actual, Eurasia, Africa) apare prin migraţia procamelidelor nord-americane spre Asia la sfârşitul Pliocenului. La acest gen metacarpienele se sudează formând osul canon. Resturi de *Camelus* se cunosc din Pliocenul de la Tecuci, Bereşti, Măluşteni iar din Cuaternarul de la Slatina, Gr. Ştefănescu a descris o nouă specie – *Cameles alutensis* (Fig. 247-F).

În prezent există două specii, *C. bactrianus* (cămila cu două cocoaşe), care trăieşte în Asia Centrală, şi *C. dromedarius* (cămila cu o singură cocoaşă), care trăieşte în Africa, Arabia India.

Lama (Fig. 247-A) (Pliocen superior, America de Sud). Apare prin migraţia camelidelor din America de Nord în America de Sud în Pliocen unde s-au adaptat la viaţa în condiţii montane. Nu are cocoaşe.

La sfârşitul Pleistocenului, cămilele dispar din America de Nord o dată cu alte mamifere de talie mare.

Familia Oromerycidae cuprinde şase genuri limitate la Eocenul superior-Oligocenul inferior din America de Nord. Metapodiile nu sunt fuzionate; membrele anterioare au patru degete în timp ce la membrele posterioare degetele laterale sunt mult reduse. Membrele tind să se alungească iar oasele radius şi ulna fuzionează. Oromerycidele se deosebesc de alte selenodonte vechi nord-americane prin faptul că protoconul este bifurcat iar entoconidul se leagă printr-o creastă de metaconid.

Camelidele şi oromerycidele au un strămoş comun la nivelul dichobunidelor.

La infraordinul Tylopoda se ataşează alte trei familii care, împreună, formează un grup aparte cu loc nesigur în clasificaţie (*incertae sedis*). Aceste familii sunt: Xiphodontidae, Amphimerycidae şi Protoceratidae.

Familia Xiphodontidae. Reprezintă un grup de artiodactile selenodonte, asemănătoare cu cămilele, comun în Europa la sfârşitul Eocenului şi începutul Oligocenului.

Xiphodon (Fig. 248-A) (Eocen superior-Oligocen inferior) avea aproape 70 cm înălţime. Orbitele sunt închise posterior iar dentiţia completă, fără diasteme. Metapodiile sunt foarte alungite şi nefuzionate. Degetele laterale sunt mult reduse, membrele fiind practic didactile. Provin din anoplotherii timpurii sau din dichobunide.

Familia Amphimerycidae. Cuprinde forme înrudite cu xifodontidele, care au trăit în Europa, în perioada Eocen superior-Oligocen inferior.

Amphimeryx are metapodiile separate dar cuboidul este sudat cu navicularul ca la pecore. Caninii sunt reduşi iar între aceştia şi incisivi există o mică diastemă; între incisivi şi premolari se află o altă diastemă, mai mare. Caninul inferior, ca la oreodonţi, este mult transformat, fiind incisiform şi înlocuit funcţional de primul premolar, caniniform.

Familia Protoceratidae. Este un alt grup de artiodactile selenodonte, cu membre alungite, cunoscut din Eocenul superior până în Pliocenul Americii de Nord. Ele au fost în mod diferit clasificate, pe baza similarităţilor de structură a membrelor, împreună cu camelidele, hypertragulidele, leptomerycidele şi girafidele.

Primele protoceratide sunt tetradactile, dar degetele laterale ale membrelor posterioare sunt reduse. Formele evoluate sunt didactile, cu partea distală a membrelor asemănătoare celei de la camelide (Fig. 248-F). Spre deosebire de primele camelide, oasele radius şi ulna nu sunt sudate iar tibia şi fibula, ca şi metapodiile, nu sunt, de asemenea, sudate. Membrele anterioare sunt considerabil mai scurte decât cele posterioare. Dentiţia este mai avansată decât cea a hypertragulidelor, agriochoeridelor şi oromerycidelor contemporane, prin dezvoltarea unui model tetraselenodont al molarilor superiori. La genurile evoluate, incisivii superiori au dispărut, ca şi la camelide şi pecore. Asemenea oreodonţilor, primul premolar inferior este caniniform iar caninul inferior este incisiform.

Protoceratidele evoluate – precum *Protoceras* (Fig. 248-C) (Oligocen superior-Miocen inferior), *Paratoceras* (Fig. 248-B) (Miocen), *Syndyoceras* (Fig. 248-D) (Miocen inferior) sau *Synthetoceras* (Fig. 248-E) (Miocen inferior-Pliocen inferior) – se caracterizează prin dezvoltarea unor protuberanţe osoase pe craniu având forme curioase. Acestea se pot forma pe crestele temporale ale parietalelor, pe marginile supraorbitare ale frontalelor sau pe marginea dorsală a maxilarelor.

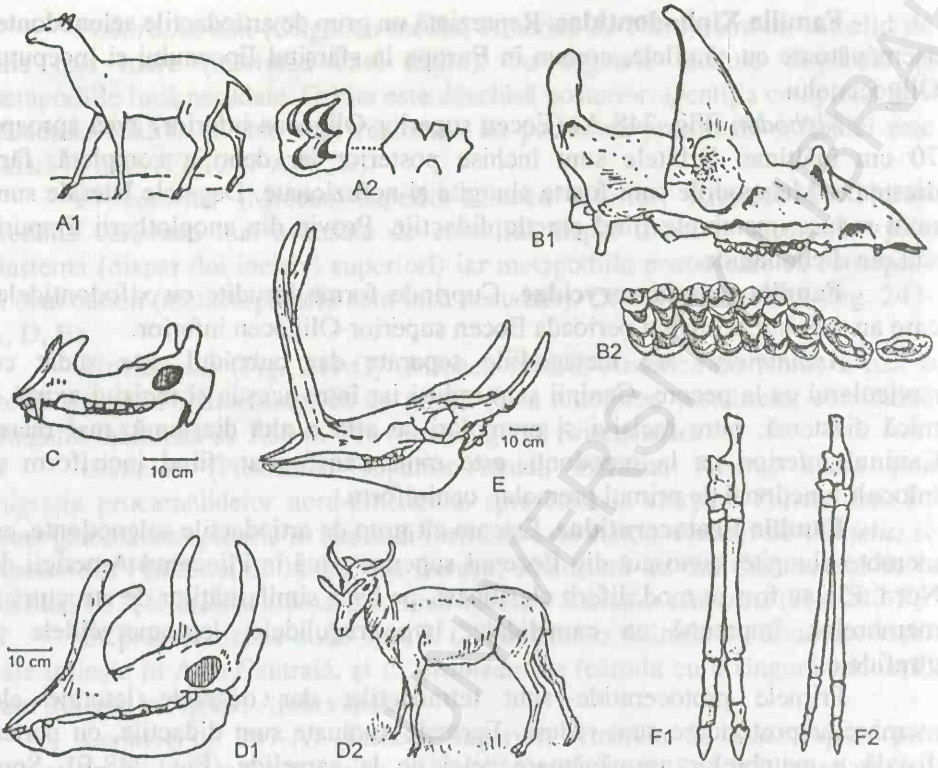


Fig. 248. Tylopoda *incertae sedis*. A – *Xiphodon*, Eocen superior-Oligocen inferior: A1 – *X. gracile*, reconstituire; A2 – molar superior; B – *Paratoceras*, Miocen – craniu (B1) şi serie dentară (B2); C – *Protoceras*, Oligocen; D – *Syndyoceras*, Miocen inferior: D1 – craniu; D2 – reconstituirea corpului; E – *Synthetoceras*, Pliocen inferior; F – comparaţie între partea distală a membrului posterior de la camelidul *Poëbrotherium* (F1) şi protoceratidul *Protoceras* (F2) (A, C, D şi E din L. Moret, 1940; B după Patton şi Taylor, 1973, din R. Carroll, 1988; F după Scott, 1940, din R. Carroll, 1988).

Infraordinul Ruminantia. Diferenţierea artiodactilelor timpurii, din cadrul ungulatelor primitive, şi radiaţia lor la scară mare în Eocenul mediu şi superior pot fi puse pe seama perfecţionării aparatului locomotor; dar marea lor radiaţie din Eocenul superior este însoţită de evoluţia dentiţiei selenodonte care a permis prelucrarea mult mai eficientă a hranei vegetale grosiere decât la formele primitive, bunodonte. Succesul evolutiv al rumegătoarelor poate fi atribuit, aşadar, perfecţionărilor în structura şi funcţia tubului digestiv. Rumegătoarele regurgitează hrana celulozică pentru ca aceasta să fie remestecată (rumegată), apoi din nou înghiţită şi descompusă în elemente asimilabile sub acţiunea unor bacterii anaerobe şi a unor protozoare ciliate.

Comparativ cu alte mamifere erbivore, rumegătoarele au un avantaj prin faptul că extrag mai eficient substanţele nutritive din materialul vegetal şi, totodată, se hrănesc şi cu corpul protozoarelor ciliate simbionte. Aceste avantaje ale modului de nutriţie ar putea explica marea dezvoltare evolutivă a artiodactilelor rumegătoare în a doua parte a Terţiarului, în dezavantajul perisodactilelor şi a altor grupe de erbivore care încep, din aceste timpuri, să cuprindă tot mai puţini reprezentanţi. Printre familiile moderne de artiodactile, numai suidele păstrează un stomac puţin diferenţiat de cel al mamiferelor nonungulate. Tayassuidele şi hippopotamidele prezintă expansiuni ale părţii anterioare a stomacului care înmagazinează hrana ce va trebui digerată, dar diferenţele de detalii structurale sugerează că acestea au evoluat pe căi separate. Rumegătoarele au un stomac mult mai complex, care include camere mari pentru a descompune celuloza cu ajutorul bacteriilor şi protozoarelor.

Infraordinul Ruminantia cuprinde trei suprafamilii: Traguloidea, Cervoidea şi Bovoidea. Suprafamiliile Cervoidea şi Bovoidea sunt separate, de către unii autori, în Infraordinul Pecora.

Suprafamilia Traguloidea. Traguloideele, numite şi „prerumegătoare", sunt artiodactile de talie mică, cu membre subţiri, cele anterioare mai scurte decât cele posterioare, tetradactile (cu degetele laterale bine dezvoltate), cu osul canon format la ambele perechi de membre sau numai la membrele posterioare (Fig. 249-A), fără coarne şi cu dentiţie completă. Stomacul prezintă numai trei compartimente (lipseşte foiosul). Coarnele, în general, lipsesc iar caninii superiori sunt uneori dezvoltaţi sub forma unor defense, mai ales la masculi (Moschidae).

Traguloideele constituie o etapă de trecere spre rumegătoarele adevărate (Pecora). Primul caracter de pecore, care poate fi recunoscut, este fuziunea cuboidului cu navicularul (= scafoid) în cadrul tarsului. Acest caracter este evident la trei familii care apar în Eocenul superior: Hypertragulidae (limitate la America de Nord), Leptomerycidae (Asia Centrală) şi Gelocidae (Eurasia). Actuala familie Tragulidae este cunoscută din Miocenul inferior (Eurasia şi Africa).

Familia Hypertragulidae. Cuprinde formele cele mai primitive de traguloidee, apropiate de formele de origine ale întregului grup al traguloideelor. Cel mai vechi reprezentant este *Simimeryx* care este strâns apropiat de dichobunidele homacodonte (*Mesomeryx*).

Hypertragulus (Oligocen inferior), de mărimea unui iepure, este cel mai bine cunoscut reprezentant al familiei. Acesta păstrează cinci degete la membrul anterior şi patru la membrul posterior. Caninii superiori conservă configuraţia primitivă iar cei inferiori sunt incisiformi, rolul lor fiind preluat de primul premolar, caniniform. Bara postorbitară este incompletă (Fig. 249-B).

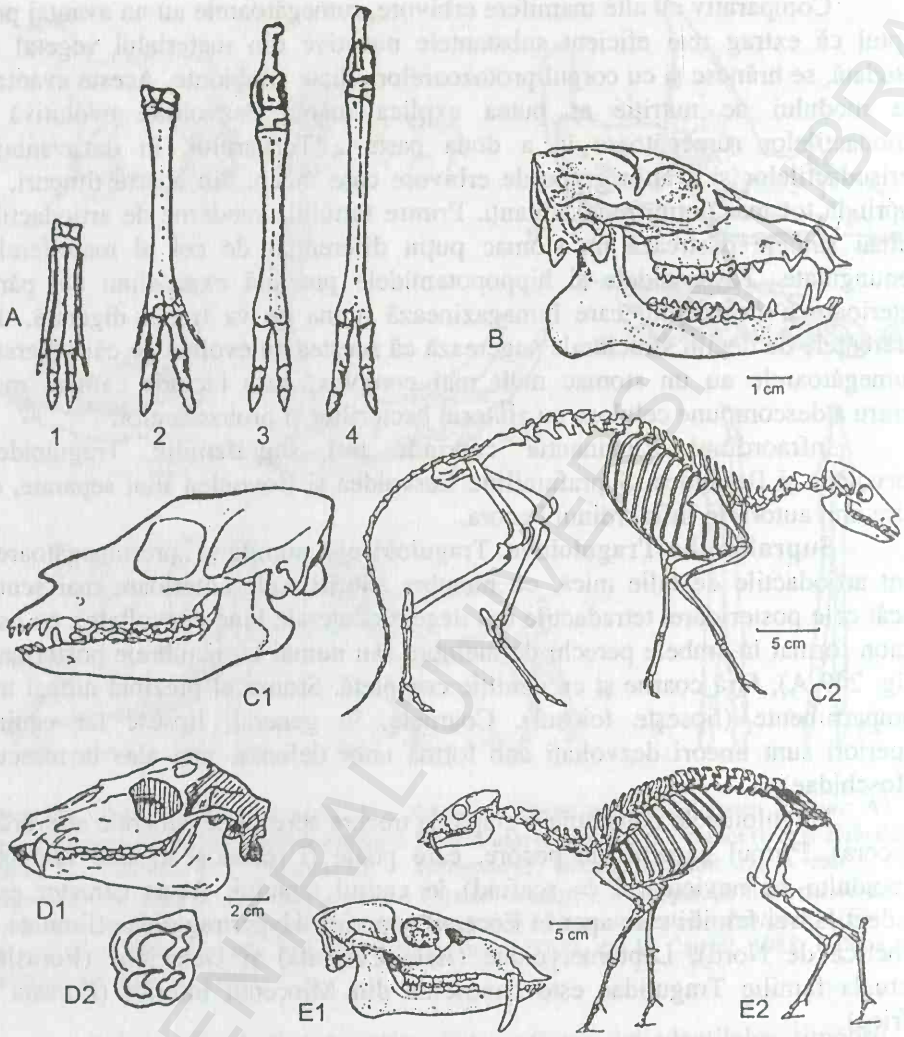


Fig. 249. Traguloidea. A – autopodul membrelor anterioare (A1-A2) şi al membrelor posterioare (A3-A4) la traguloidee: *Leptomeryx* (A1,A3), Oligocen şi *Blastomeryx* (A2, A4), Miocen, ilustrând tendinţa de formare a osului canon; B – craniu de *Hypertragulus*, Oligocen inferior-Miocen inferior; C – *Archaeomeryx*, Eocen superior-Oligocen inferior: C1 – craniul; C2 – scheletul reconstituit; D – *Dorcatherium*, Pliocen – craniul (D1) şi molar superior (D2); E – *Blastomeryx*, Miocen: B1 – craniul; B2 – scheletul de *B. advena*, Miocen, America de Nord (A după Scott, din A. S. Romer, 1966; B după Scott, 1940, din R. Carroll, 1988; C1 şi E1 după Matthew, din A. S. Romer, 1966; C2 după Colbert, 1941, din R. Carroll, 1988; D din L. Moret, 1940; E2 după Matthew, din Lavocat, 1955).

Celelalte două familii apărute în Eocen, **Leptomerycidae** (*Archaeomeryx,* Eocen superior-Oligocen inferior, Asia, Fig. 249-C) şi **Gelocidae** (*Gelocus,* Eocen superior-Oligocen mediu, Europa; Miocen inferior, Asia, Africa), sunt mai avansate decât hypertragulidele, prin fuziunea oaselor magnum şi trapezoid din structura carpului şi prin pierderea osului trapezium şi a metacarpianului I. Aceste schimbări sunt, de asemenea, evidente şi la formele fosile ale tragulidelor moderne (**Tragulidae**), care nu sunt mai vechi decât Miocenul inferior. *Dorcatherium* (Fig. 249-D) (Miocen inferior-mediu, Africa; Miocen mediu-Pliocen inferior, Europa; Pliocen superior-Pleistocen inferior, Asia) este cel mai vechi tragulid şi deja foarte asemănător genului actual *Hyaemoschus* din Africa Centrală. Webb şi Taylor (1980) consideră că tragulidele moderne reprezintă un nivel situat imediat deasupra hypertragulidelor, dar sunt mai primitive decât leptomerycidele şi alte rumegătoare evoluate prin modul de articulare a osului maleolar (peroneul redus) cu calcaneum. La tragulide bara postorbitară este completă şi formată de jugal spre deosebire de rumegătoarele evoluate la care aceasta este formată de frontal.

Gelocidele au fost cele mai evoluate artiodactile din Eocenul superior în ceea ce priveşte alungirea metatarsienelor principale şi dentiţia. Din această familie au evoluat probabil Pecora în Eocen superior-Oligocen inferior.

Actuala familie **Moschidae** (ataşată uneori la suprafamilia Cervoidea) este considerată (Webb şi Taylor, 1980) un grup soră al pecorelor actuale de care se deosebeşte, în special, prin lipsa coarnelor şi prin caninii superiori mult măriţi. Moschidele sunt cunoscute începând cu Oligocenul superior al Eurasiei (*Amphitragulus*) şi Miocenul inferior al Americii de Nord (*Blastomeryx,* Fig. 249-E).

Suprafamilia Cervoidea. Cuprinde artiodactile cu un stomac tetracompartimentat, ce include şi foiosul (alături de ierbar, ciur şi cheag), care lipseşte la tragulide.

Suprafamilia Cervoidea cuprinde patru familii: Palaeomerycidae, Dromomerycidae, Cervidae şi Giraffidae.

Familia Palaeomerycidae. Include cervoideele primitive cunoscute din Miocenul inferior (sau Oligocenul superior) până în Pliocen, din continentele nordice (inclusiv Africa de Nord). Aveau, ca şi traguloideele, caninii superiori foarte dezvoltaţi (*Palaeomeryx,* Miocen inferior-Pliocen) iar frontalele prezentau proeminenţe osoase ca la giraffide.

Procervulus (Miocen inferior-mediu) prezenta coarne simplu bifurcate, fixate pe o rozetă bazală lungă, fiind deci caduce. Este considerat un strămoş al cervidelor.

Familia Dromomerycidae. Cuprinde traguloidee nord-americane, cunoscute din intervalul Miocen inferior-Pleistocen. Prezentau proeminenţe osoase pe frontale ca giraffidele şi paleomerycidele (*Dromomeryx,* Miocen; *Cranioceras*, Miocen mediu – Fig. 250-A).

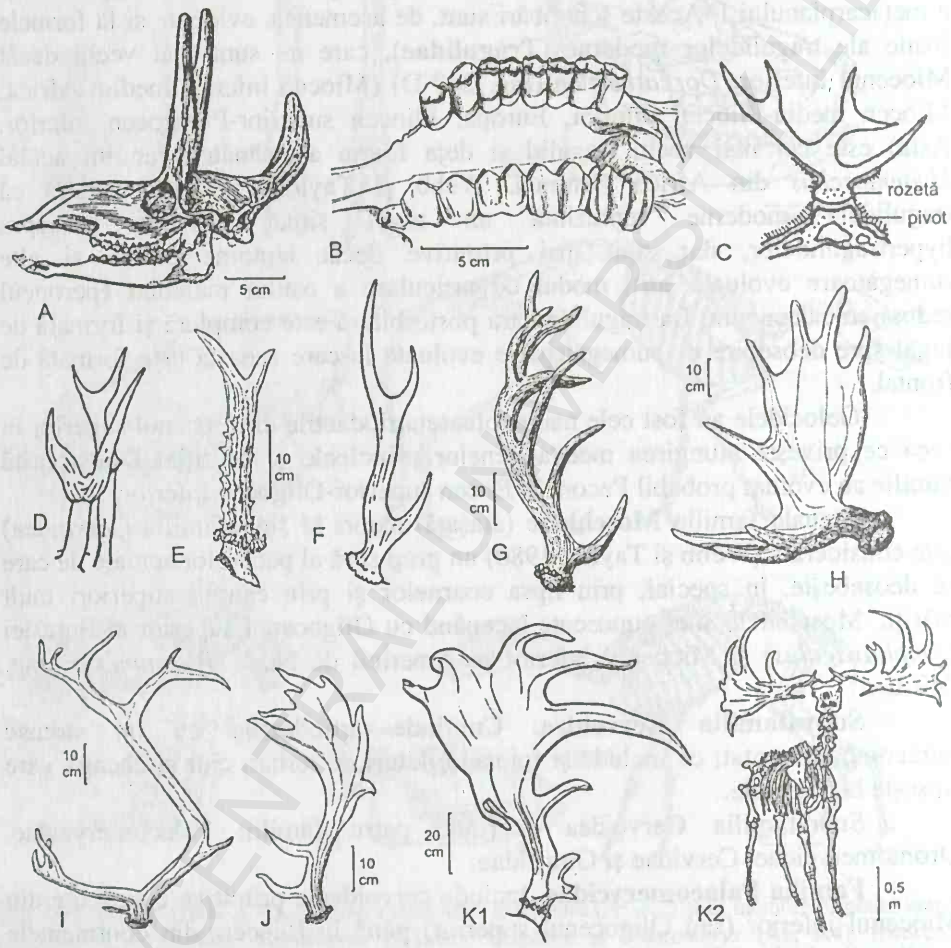


Fig. 250. Dromomerycidae. A – *Cranioceras skinneri,* Pliocen – craniu cu coarne frontale; **Cervidae.** B – dentiţia superioară definitivă la cerbul actual (*Cervus elaphus*); C – corn caduc schematizat de cervid actual; D-K1 – coarne de diferite cervide: *Dicrocerus,* Miocen (două tipuri de coarne); E – *Capreolus*, Miocen-Actual; F – *Axis*, Pliocen; G – *Cervus,* Actual; H – *Alces alces*, Pleistocen; I – *Rangifer tarandus*, Cuaternar; J – *Dama dama,* Actual; K – *Megaceros*, Pleistocen: corn (K1) şi schelet (K2) (A după Frick, 1955 din Pearson, 1964; B, E, G, H, I, J, K1 după R. Lavocat, 1966 ; C, D, F după L. Moret, 1940; K2 după L. Davitaşvili, 1956).

Familia Cervidae. Cuprinde cerbii. Aproape toate formele au coarne pe care le poartă, cu foarte rare excepţii, numai masculii. Coarnele cerbilor (Fig. 250-C) sunt formaţiuni osoase lungi, care cad anual, mai mult sau mai puţin ramificate, dezvoltate pe o protuberanţă osoasă (pivot) de pe oasele frontale; ele sunt lipsite de un înveliş cornos. Cornul căzut are pe marginea bazei sale o îngroşare inelară numită rozetă. Corpul este zvelt, membrele subţiri, alungite şi aproape egale; peroneul este redus la un mic os maleolar; osul canon este format. Degetele laterale sunt rudimentare, uneori fiind complet dispărute. Dentiţia este incompletă, lipsind incisivii superiori (uneori şi caninii). Molarii sunt brevidonţi (rareori subhipsodonţi) şi selenodonţi (Fig. 250-B).

Primele cervide apar în Miocenul inferior al Europei.

Dicrocerus (Miocen inferior, Eurasia), de mărimea unei căprioare, purta coarne mici, având la bază un inel osos dezvoltat (Fig. 250-D).

Capreolus (Miocen superior-Actual, Europa; Pliocen superior-Actual, Asia), căpriorul, prezintă coarne simplu ramificate, cu una-două ramuri subţiri şi caduce (au rozetă la bază) (Fig. 250-E).

În Pliocenul superior apare genul *Cervus,* cu coarnele ramificate (Fig. 250-G), care în prezent trăieşte în pădurile montane; în Pleistocen arealul lui era mult mai extins, trăind şi în pădurile de la câmpie. Cerbul lopătar (*Dama*) (Fig. 250-J), apărut tot în Pliocen, în Asia, ajunge în Pleistocen în Europa şi Africa de Nord. *Alces* (elanul), cu coarne palmate (Fig. 249-H), cel mai mare cervid actual, apare în Pleistocen, fiind adaptat zonelor de taiga, temperat-reci, din Eurasia şi America de Nord. Cerbul *Axis* din India se caracterizează prin coarne alungite, rotunjite şi subţiri, ramificate în trei sau patru ramuri (Fig. 249-F).

În Pleistocen apare genul *Megaceros,* cel mai mare cervid, o formă gigantică de aproape 3 m înălţime, cu coarne mari, palmate terminal, cu anvergura de 3,50 m (Fig. 250-K). Trăia în tundra din nordul Europei, alături de mamuţi şi rinocerii blănoşi.

Rangifer (renul) apare în Pleistocenul Eurasiei şi Americii de Nord. Este o formă adaptată la clima rece, în fazele reci glaciare ajungând până în regiunile ţării noastre. Femela, ca şi masculul, poartă coarne (Fig. 250-I).

Cervidele sunt limitate iniţial la regiunea temperată nordică; ele se răspândesc în America de Nord în cursul Pliocenului iar după formarea istmului Panama, la începutul Pleistocenului, trec şi în America de Sud.

Familia Giraffidae. Cuprinde girafele, rumegătoare de climă caldă, adaptate la hrănirea cu frunzişul din părţile înalte ale arborilor. Transformările evolutive ale girafelor constau în creşterea taliei, alungirea picioarelor şi a gâtului. Prezintă o pereche de coarne osoase scurte, necaduce, acoperite cu piele, numite *ossicone.* Aceste structuri pot avea o formă simplă, de vârf, ca la girafele actuale sau okapi, sau pot fi bifurcate sau palmate ca la diverse genuri dispărute.

Coarnele girafelor corespund cu proeminența osoasă de pe frontalele cervidelor. Dentiția este brevidontă. Caninii inferiori prezintă o bilobație caracteristică. Girafidele sunt didactile, degetele laterale lipsind complet.

Girafidele au origine asiatică și s-au răspândit numai în Lumea Veche. Ele au apărut în Miocenul superior prin forme cu gâtul scurt și lipsite de coarne, fiind asemănătoare cerbilor.

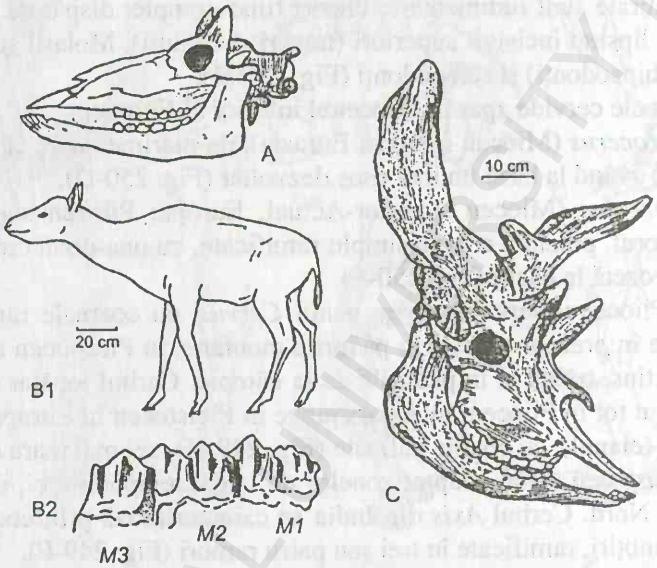


Fig. 251. Giraffidae. A – *Samotherium*, Miocen superior-Pliocen inferior, Europa; B – *Helladotherium*, Pontian: B1 – reconstituirea corpului; B2 – serie a molarilor inferiori de *H. duvernoyi*, Pliocen inferior, Grecia; C – craniu de *Sivatherium giganteum*, Pliocen superior, India (A după Colbert, din Lavocat, 1955; B și C din L. Moret, 1940; D din V. Barbu, 1968).

Samotherium (Fig. 251-A) (Miocen superior-Pliocen inferior, Europa). Este un girafid cu gâtul scurt, ca la genul actual *Okapia,* iar coarnele erau mici, simple.

Helladotherium (Fig. 251-B) (Pliocen inferior, Europa și Asia de Sud-Vest). La acest gen, picioarele sunt mai scurte, comparativ cu formele moderne, iar coarnele lipsesc.

Sivatherium (Fig. 251-C) (Pliocen superior, Asia de Sud; Pliocen inferior-Pleistocen superior, Africa). Era o formă masivă, robustă, de 3 m înălțime. Craniul, scurt și înalt, purta două perechi de coarne persistente: unele mici, supraorbitare, situate pe frontale, și altele mari, late, ramificate și turtite, situate pe parietale.

În fauna actuală există două genuri: *Giraffa* şi *Okapia*, ambele din Africa. *Giraffa,* forma cu gâtul cel mai lung dintre giraffide, a apărut în Asia de Sud la sfârşitul Miocenului, în Pliocen fiind găsită în Europa iar în Pleistocen în Africa. *Okapia,* o formă cu gâtul scurt, descoperită în anul 1901 în pădurile de munte din Africa Centrală, poate fi considerată o „fosilă vie" printre girafe, fiind asemănatoare giraffidelor de acum 20 de milioane de ani, din Miocen.

Suprafamilia Bovoidea. Reprezintă grupul cel mai numeros al rumegătoarelor. Coarnele, în general neramificate, sunt prezente la ambele sexe. Ele sunt formate dintr-un ax osos sudat cu frontalul acoperit de o teacă cornoasă; sunt, în general, persistente şi au creştere continuă. Bovoideele sunt didactile, fiind lipsite de degetele laterale. Incisivii, deseori şi caninii superiori, lipsesc; dinţii posteriori au coroană înaltă.

Bovoideele provin din traguloideele primitive asiatice şi cuprind două familii: Antilocapridae şi Bovidae.

Familia Antilocapridae. Cuprinde rumegătoare exclusiv nord-americane, asemănătoare, ca aspect, cerbilor. Coarnele prezintă un ram scurt iar învelişul cornos se schimbă anual (ca la cervide). Un tip primitiv este genul *Merycodus* (Fig. 252-A) (Miocen inferior-mediu). Antilocapridele sunt numeroase în depozitele pliocene şi pleistocene ale Americii de Nord, după care intră în declin, astăzi existând o singură specie – *Antilocapra americana.*

Familia Bovidae cuprinde boii, bizonii, antilopele, oile şi caprele, care sunt larg răspândite astăzi în regiunile temperat-calde şi calde din Africa şi Eurasia. Coarnele sunt goale la interior (în interiorul axului osos pătrund sinusuri ale osului frontal), de aceea bovidele mai sunt numite şi *cavicorne* (Fig. 252-C). Coarnele sunt întotdeauna neramificate (drepte sa torsionate). Unele bovide au coarnele îndreptate lateral, tipul *taurin,* iar altele au coarnele orientate drept în sus şi răsucite spre spate, tipul *ovin.* Formula dentară este redusă: 0/3 I, 0/1 C, 2-3/3 Pm, 3/3 M.

Bovidele au, probabil, origine asiatică. Dinţi izolaţi de posibile bovide au fost semnalaţi în Oligocenul superior al Asiei Centrale, dar primul reprezentant sigur al acestei familii este *Eotragus* din Miocenul inferior al Europei (Fig. 252-B). Răcirea climatului la sfârşitul Neogenului a determinat retragerea majorităţii bovidelor spre regiunile sudice, calde, ale Asiei şi spre Africa unde, în Pliocen, a avut loc cea mai mare radiaţie evolutivă a bovidelor. În America de Nord au pătruns puţine genuri, care nu au depăşit spre sud America Centrală. Forme primitive precum *Leptobos* (Fig. 252-D), apropiate de tragulide, sunt cunoscute din Miocenul şi Pliocenul Africii şi Pleistocenul Europei. În Cuaternar, o mare răspândire au cunoscut genurile *Bos* şi *Bison*, care în Europa au trăit până în timpurile istorice.

Bos primigenius (bourul) (Fig. 252-K) este strămoşul boului domestic. Craniul are fruntea alungită şi coarne mai zvelte, cu vârfurile uşor ridicate; linia spinării era dreaptă. Prefera luncile râurilor şi şesurile mlăştinoase. A dispărut din starea sălbatică în secolul al XVII-lea, fiind vânat sau domesticit de om.

Bison priscus (bizonul) (Fig. 252-E) era un bovid uriaş, ajungând la înălţimea de 2,50 m şi lungimea de 4,50 m. Este strămoşul bizonului actual american (*Bison bison*) şi al zimbrului european (*Bison bonasus*).

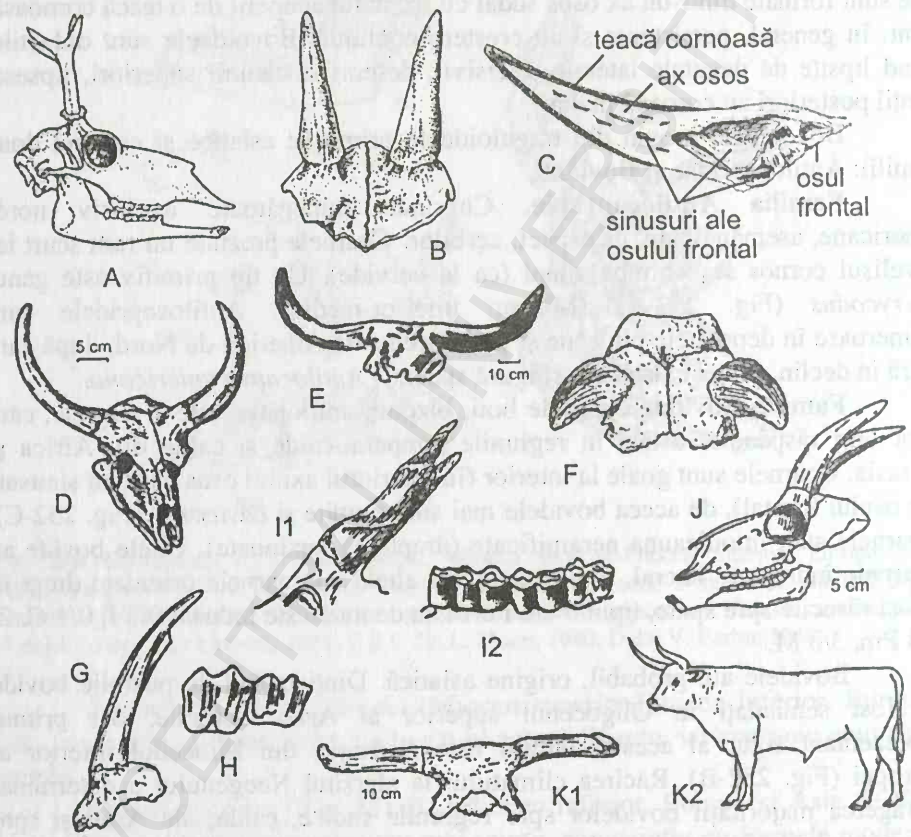


Fig. 252. Bovoidea. Antilocapridae. A – *Merycodus*, Miocen; **Bovidae.** B – *Eotragus*, cel mai vechi bovid cunoscut (Miocen inferior, Europa); C – secţiune axială printr-un corn de bovid (*Bos*); D – *Leptobos etruscus*, Pleistocen; E – *Bison priscus*; F – *Ovibos*; G – *Capra ibex*; H – *Tragocerus amaltheus*; I – *Palaeoreas lindermayeri* – coarne (I1) şi serie dentară (I2); J – *Gazella brevicornis*, Pliocen; K – *Bos primigenius*, Pleistocen – craniu (K1) şi aspectul corpului (K2) (A după Matthew, din A. S. Romer, 1966; B din D. Norman, 1994; C original; D-G din M. Filipescu, 1971; H-J din V. Barbu, 1968; K din E. Saulea, 1967).

Ovibos (boul moscat) (Fig. 252-F), cu caractere intermediare între bovine şi ovine, trăia în Pleistocen în Eurasia în condiţii de climă rece. Astăzi supravieţuieşte în nordul Canadei, fiind reintrodus de om şi în nordul Siberiei.

Bubalus (bivolul). Apare în India în Pliocen (*Probubalus*) şi se răspândeşte apoi în Europa şi Africa.

Ovis (oaia). Acest gen, în sens larg, este semnalat încă din Miocenul superior al Eurasiei şi din Pleistocenul inferior al Africii şi Americii de Nord.

Capra (capra) (Fig. 252-G). Este cunoscută de la începutul Cuaternarului din sudul Asiei şi Africa de Nord.

Rupicapra (capra neagră). Apare în Pleistocenul inferior din Europa şi Asia de Sud-Vest şi s-a adaptat la climatul rece de munte.

Gazella (gazela) (Fig. 252-J). Apare din Miocenul superior al Europei, după care se întâlneşte, până în Actual, în Asia şi Africa.

Palaeoreas (Pliocen). Era o antilopă cu coarnele răsucite în spirală, cunoscută şi din Moldova (Măluşteni, Putna) (Fig. 252-I).

Tragocerus (Fig. 252-H) (Miocen superior-Pliocen) a fost o antilopă cu mare răspândire (Africa, Eurasia); la noi în ţară, în Meoţianul din Moldova (Plopana), au fost găsite resturi de *Tragocerus leskewitschi*.

Saiga (antilopa saiga). Este o antilopă de numai 80 cm înălţime, care a trăit până în timpuri istorice şi în ţara noastră, în prezent fiind retrasă în stepele dintre Don şi Volga.

În Actual, cea mai mare parte a bovidelor trăieşte în regiunile calde ale Africii.

Ordinul Mesonychia

La începutul Erei Neozoice, în Paleocen şi Eocen, cele mai mari placentare cu regim alimentar carnivor au fost reprezentate de un grup de *ungulate – mesonychidele*. Majoritatea ungulatelor timpurii şi descendenţii lor au fost animale erbivore, dar proporţiile craniului şi dentiţia celor mai vechi condylarthre (din care provin şi mesonychidele) prezintă specializări limitate la hrănirea cu material vegetal, păstrând capacitatea primitivă de nutriţie cu hrană animală.

Mesonychidele au apărut în Paleocenul mediu şi au dispărut în Oligocenul inferior, acoperind un interval de 20 de milioane ani.

Mesonyx (Fig. 253-A) (Eocen, America de Nord) şi *Harpagolestes* (Fig. 253-D) (Eocen mediu-superior, America de Nord; Eocen superior-Oligocen inferior, Asia) prezintă specializări avansate de carnivor. Craniul acestor forme prezintă fosele temporale mari, o creastă sagitală înaltă şi condilul occipital în

poziție joasă ceea ce sugerează o mușcătură puternică. Caninii sunt bine dezvoltați iar molarii inferiori sunt turtiți lateral, servind la sfâșierea cărnii. *Mesonyx* avea talia unui lup și, probabil, un mod de viață asemănător. Membrele sunt specializate la locomoția cursorială. Metapodiile sunt strâns integrate iar postura piciorului este digitigradă. Degetele prezintă mici copite, ca la condylarthre.

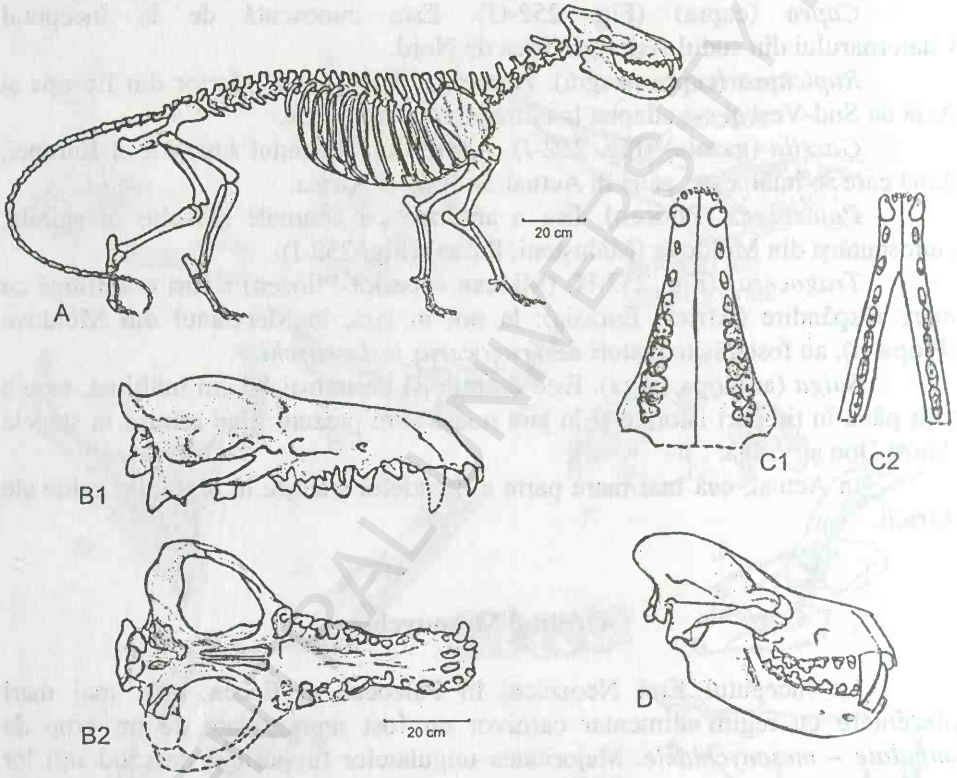


Fig. 253. Mesonychia. A – *Mesonyx*, Eocen, America de Nord; B – *Andrewsarchus*, Eocen superior, Mongolia – craniul în vedere laterală (B1) și palatină (B2); C – *Hapalodectes*, Eocen inferior – dentiția superioară (C1) și inferioară (C2) care se apropie de modelul cetaceelor primitive; D – *Harpagolestes*, Eocen-Oligocen (A după Scott, 1888, din R. Carroll, 1988; B după Osborn, 1924, din R. Carroll, 1988; C și D după Szalay, 1969, din R. Carroll, 1988).

Numai câteva genuri de mesonychide, de talie mică, prezintă cuspizi ascuțiți, asemenea unor prădători. La majoritatea genurilor, dinții sunt masivi, cu cuspizi rotunjiți, asemănători cu cei ai hienelor, ceea ce sugerează o viață de

necrofag specializat la sfărâmatul oaselor. Alte forme ar fi putut fi omnivore asemenea urşilor.

Mesonichydele primitive erau plantigrade şi pentadactile (*Dissacus*, Paleocen, America de Nord şi Eurasia).

Andrewsarchus (Eocen superior, Mongolia) este cel mai mare mesonychid şi, în acelaşi timp, cel mai mare mamifer carnivor terestru cunoscut. Craniul (Fig. 253-B) are 83 cm lungime iar distanţa dintre arcadele zigomatice este de 56 cm. Se apreciază că lungimea corpului ar fi măsurat circa 4 m.

Originea mesonychidelor se pare că se află printre condylarthrele arctocyonide (unele clasificări mai vechi includ mesonychidele ca subordin în cadrul Ordinului Condylarthra). Este aproape sigur că din mesonychidele eocene s-au desprins, prin adaptare la viaţa acvatică, cetaceele.

Ordinul Cetacea

Cetaceele se numără printre cele mai spectaculoase vertebrate. Ele cuprind cele mai mari animale care au trăit vreodată, depăşind în volum şi greutate chiar şi cei mai mari dinosauri cunoscuţi. Cetaceele, reprezentate în fauna actuală prin delfini şi balene, sunt mamiferele cel mai bine adaptate la mediul pelagic al mărilor şi oceanelor. Scheletul în întregime, fiziologia şi comportamentul s-au modificat pentru locomoţia, hrănirea, comunicarea şi reproducerea în apă.

Corpul este fusiform, terminat printr-o puternică înotătoare codală bilobată, dispusă orizontal, care constituie principalul organ propulsor. Craniul are porţiunea preorbitară foarte alungită, oasele maxilare formând un rostrum ascuţit. Dentiţia, când există, este în general izodontă (Fig. 256-C). Coloana vertebrală este formată din numeroase vertebre (până la 93), puţin diferenţiate între ele. Membrele anterioare, singurele prezente la formele moderne, sunt transformate în palete înotătoare; ele sunt pentadactile şi prezintă fenomenul de *polifalangie* (Fig. 257-C-D). Membrele posterioare lipsesc, la formele cunoscute păstrându-se doar rudimente ale oaselor centurii pelviene (neunită cu coloana vertebrală) şi uneori ale femurului şi tibiei. Majoritatea cetaceelor actuale prezintă o înotătoare dorsală tegumentară. Multe caractere de specializare ale scheletului diferă în funcţie de grup. Cetaceele moderne nu ies niciodată pe uscat.

Originea cetaceelor. Este, în general, acceptat că originea cetaceelor se află printre ungulate terestre din Ordinul Mesonychia, care au trăit la începutul Neozoicului. Craniul cetaceelor eocene păstrează o formulă dentară primitivă, cu

incisivi, canini, premolari şi molari multiradiculari. Forma craniului seamănă evident cu cea a mesonychidelor din genul *Hapalodectes* (Fig. 253-C) din Eocenul inferior; la acest gen, arcadele zigomatice se îndreaptă ventral de la punctul lor de origine de pe maxilare iar porţiunile laterale ale molarilor superiori sunt îngustate, formând o lamă ascuţită, ca la cetaceele primitive. *Hapalodectes* este un gen prea tardiv pentru a fi considerat strămoşul cetaceelor dar ar putea fi strâns înrudit cu strămoşii direcţi ai cetaceelor.

În Pakistan, au fost descoperite resturile unui mamifer cu caractere intermediare între mesonychide şi cetacee, vechi de 49 de milioane ani (Eocen inferior-mediu), ce ar putea fi strămoşul cetaceelor, care a primit numele *Ambulocetus natans* (Fig. 254). Acesta era patruped, cu aspect crocodiliform, de 3,60 m lungime, şi ducea probabil o viaţă de prădător amfibiu. Membrele serveau încă la locomoţia pe uscat dar prezentau şi adaptări la înot: oasele stilopodului şi zeugopodului scurte şi autopod de tip paletă. Spre sfârşitul Eocenului, cetaceele devin complet acvatice şi de dimensiuni foarte mari.

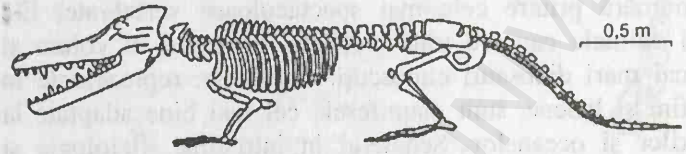


Fig. 254. *Ambulocetus natans*, Eocen inferior-mediu; scheletul reconstituit (după Ben Waggoner, 2001).

Clasificare. Ordinul Cetacea se împarte în trei subordine: Archaeoceti, Odontoceti şi Mysticeti.

Subordinul Archaeoceti. Cuprindele cetaceele primitive, cunoscute din Eocenul inferior până în Miocenul inferior. Arheocetele prezintă caractere ce le leagă de strămoşii lor tereştri: absenţa telescopajului oaselor bolţii craniene (Fig. 255-D – *Prozeuglodon*), dentiţia cu trăsături de regim carnivor şi asemănătoare cu cea a placentarelor primitive (3/3 I, 1/1 C, 4/4 Pm, 3/3 M), vertebrele cervicale relativ largi, nefuzionate.

Familia Protocetidae. Această familie cuprinde primele cetacee. Cel mai vechi cetaceu cunoscut, descoperit în Pakistan, este *Pakicetus* (Fig. 255-A) (Eocen mediu). Acesta are trăsături craniene intermediare între cetaceele eocene bine cunoscute şi mesonychide. Craniul este incomplet dar se estimează că ar fi putut avea 30-35 cm lungime. Cutia craniană este foarte îngustă cu o creastă sagitală înaltă şi o creastă lambdoidală asemănătoare cu cele ale cetaceelor de la sfârşitul Eocenului. Regiunea otică a craniului nu a suferit modificări legate de auzul în apă. Membrana timpanică era prezentă (este păstrată fosa pentru muşchiul *tensor timpani*).

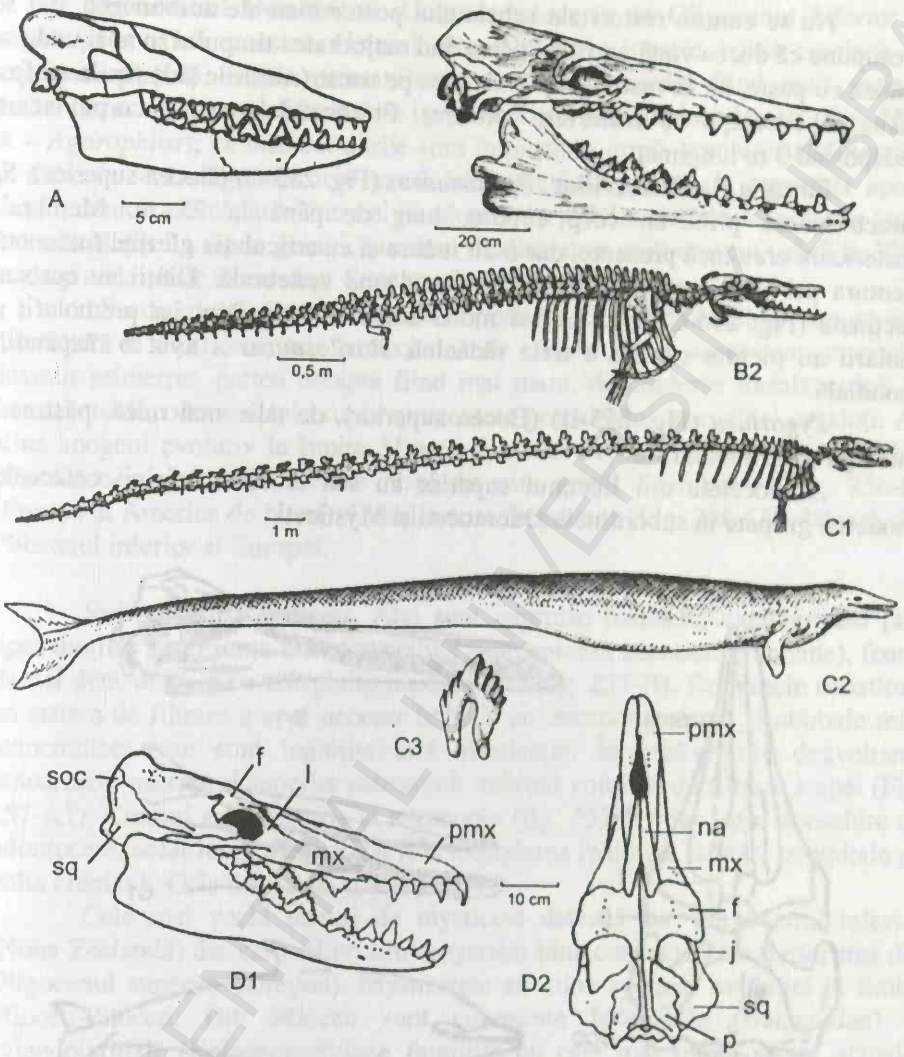


Fig. 255. Cetacea. Archaeoceti. A – *Pakicetus*, Eocen mediu – craniul reconstituit, în vedere laterală; B – *Zygorhiza*, Eocen superior – craniul în vedere laterală (B1) şi scheletul reconstituit (B2); C – *Basilosaurus*, Eocen superior – scheletul reconstituit (C1), reconstituirea corpului (C2) şi aspectul dintelui pectinat (C3); D – *Prozeuglodon atrox*, Eocen – craniul în vedere laterală (D1) şi dorsală (D2) (A după Gingerich, Wells, Russel şi Shah, 1983, din R. Carroll, 1988; B şi C1 după Kellog, 1936, din R. Carroll, 1988; C2 din D. Patrulius, 1971; C3 după Kellogg, 1936, în M. Benton, 2000; D după Andrews, 1906 din E. Hanganu şi colab., 1983); f – frontal; l – lacrimal; m – maxilar; n – nazal; p – parietal; pm – premaxilar; so – supraoccipital; sq – scvamosal.

Nu se cunosc resturi ale scheletului postcranian ale acestui gen, dar se presupune că ducea viață amfibie, petrecând majoritatea timpului în apă, unde se hrănea cu pește, iar în restul timpului stătea pe uscat (resturile sale fosile au fost găsite în asociație cu mamifere terestre). Protocetidele aveau corpul scurt, nedepășind 3 m lungime.

Familia Basilosauridae. *Basilosaurus* (Fig. 255-C) (Eocen superior). Se caracterizează printr-un corp subțire, lung de până la 25 m. Membrele posterioare erau încă prezente, dar mult reduse și cu articulația gleznei fuzionată. Centura pelviană a pierdut contactul cu coloana vertebrală. Dinții au coroana pectinată (Fig. 255-C3). Al treilea molar superior a dispărut iar premolarii și molarii au pierdut cea de a treia rădăcină. *Basilosaurus* a avut o răspândire mondială.

Zygorhiza (Fig. 255-B) (Eocen superior), de talie mai mică, păstrează întreaga serie a molarilor.

Arheocetele din Eocenul superior au stat la baza originii cetaceelor moderne grupate în subordinele Odontoceti și Mysticeti.

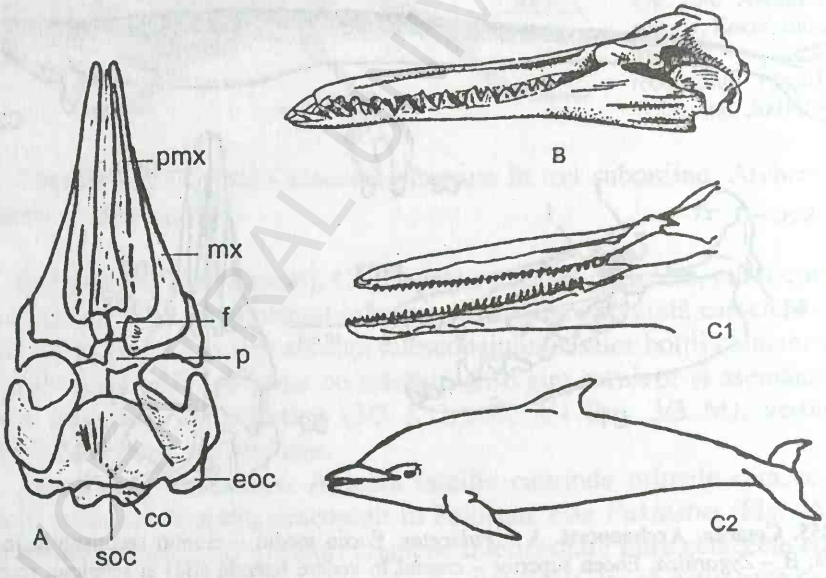


Fig. 256. Odontoceti. A – *Agorophius*, Eocen superior – craniul văzut dorsal; B – *Squalodon*, Miocen-Pliocen; C – delfinul actual (*Delphinus delphis*) prezentat pentru ilustrarea dentiției izodonte (C1) și a formei generale a corpului la odontocete (C2) (A după Kellog, din J. Piveteau, 1961; B din V. Barbu, 1968; C din Z. Feider și colab., 1967); co – condil occipital; eoc – exoccipital; f – frontal; mx – maxilar; n – nazal; p – parietal; pmx – premaxilar; soc – supraoccipital.

Subordinul Odontoceti. Odontocetele apar în Oligocenul inferior şi există şi în zilele noastre. Craniul este telescopic (oasele bolţii craniene se suprapun parţial), oasele premaxilare, maxilare şi nazale fiind mult extinse posterior, acoperă parţial frontalele iar parietalele sunt împinse lateral (Fig. 256-A – *Agorophius*); ca urmare, nările sunt împinse în urmă, spre creştetul capului şi unite într-un singur orificiu nazal (adaptare la respiraţia la suprafaţa apei). Dinţii, conici, asemănători între ei (izodonţi), au pierdut rădăcinile multiple (sunt uniradiculaţi). La unele genuri, numărul de dinţi este mult crescut (până la 300), în timp ce la altele este redus. Sunt specii carnivore.

Una dintre trăsăturile cele mai importante ale odontocetelor, care nu este dezvoltată la mysticete, este *capacitatea de ecolocaţie*. În acest sens, craniul a devenit asimetric, partea dreaptă fiind mai mare, deschiderea nazală unică. În fauna actuală, odontocetele sunt reprezentate prin delfini, narvali şi caşaloţi. Au atins apogeul evolutiv la limita Miocen-Pliocen, după care au intrat în declin. Din Miocen şi Pliocen, foarte răspîndit este genul *Squalodon* (Fig. 256-B) (Europa şi America de Nord). Genul actual *Delphinus* (Fig. 256-C2) datează din Pliocenul inferior al Europei.

Subordinul Mysticeti. Aici sunt cuprinse balenele, caracterizate prin lipsa dinţilor şi prezenţa unor formaţiuni filamentoase cornoase (fanoane), foarte fine şi dens dispuse pe marginile maxilarelor (Fig. 257-B). Fanoanele constituie un sistem de filtrare a apei necesar hrănirii cu microorganisme şi animale mici planctonice, care sunt înghiţite fără masticaţie. În legătură cu dezvoltarea fanoanelor, maxilarul superior este arcuit, mărind volumul de filtrare a apei (Fig. 257-A1). Craniul este simetric şi telescopic (fig. 257-A) dar, spre deosebire de odontocete, acest lucru s-a realizat prin extinderea înainte a oaselor occipitale pe bolta craniană. Cele două nări sunt distincte.

Cele mai vechi resturi de mysticete datează din Oligocenul inferior (Noua Zeelandă) dar cel mai primitiv mysticet bine cunoscut este *Aetiocetus* din Oligocenul superior (Oregon). Mysticetele au atins apogeul evoluţiei la limita Miocen-Pliocen. Din Miocen sunt cunoscute balenidele (Balaenidae) şi balenopteridele (Balaenopteridae), familiile cu cele mai multe specii actuale. Balena albastră (*Balaenoptera musculus*), care atinge 33 m lungime şi 150 de tone, este cel mai mare animal cunoscut din toate timpurile. În prezent, mysticetele sunt ameninţate cu dispariţia.

Odontocetele şi mysticetele au evoluat dintr-un strămoş comun din grupul arheocetelor de la sfârşitul Eocenului şi au apărut la începutul Oligocenului în Emisfera Sudică. În primele stadii embrionare ale mysticetelor, maxilarele poartă dinţi conici, izodonţi, ceea ce demonstrează originea lor comună cu odontocetele. De asemenea, embrionul de balenă prezintă un început

de membre posterioare, fapt care dovedeşte originea acestor animale din mamifere terestre patrupede.

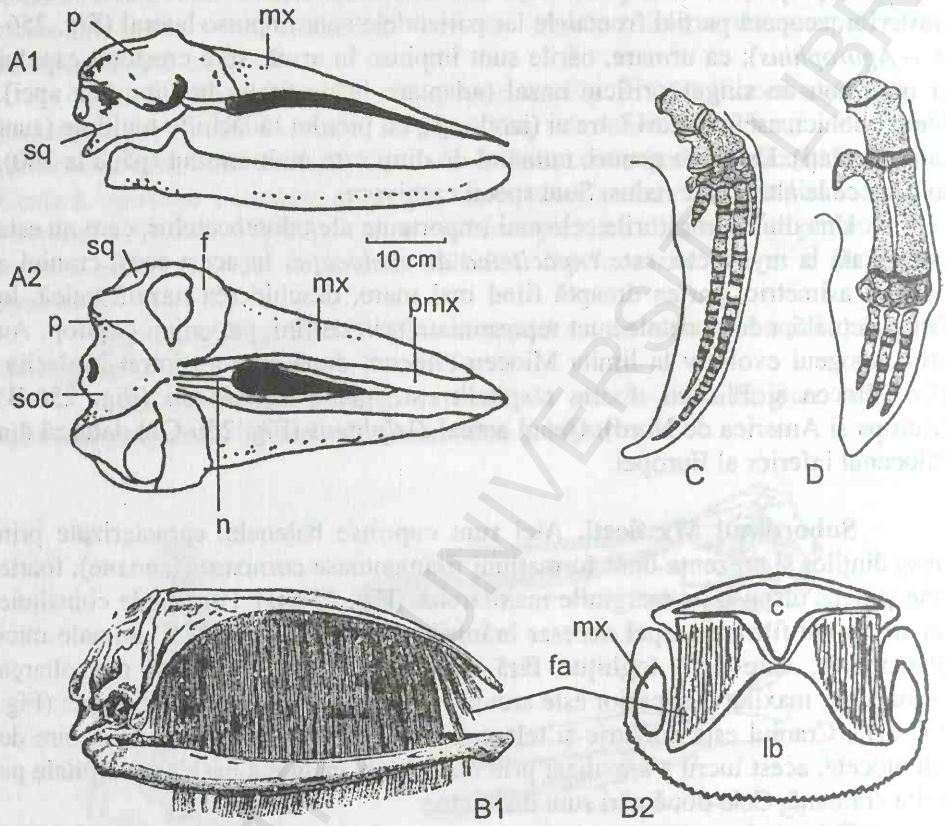


Fig. 257. Mysticeti. A – *Cetotherium samarinense* (Miocen): craniul în vedere laterală (A1) şi dorsală (A2). B – craniu de balenă actuală în vedere laterală (B1) şi secţiune transversală prin el (B2) pentru a se vedea dispoziţia fanoanelor. Scheletul înotătoarei pectorale la două genuri actuale de balene: C – *Megaptera* şi D – *Balaenoptera* (A după Capellini, din A.S. Romer, 1966; B1 din Perrier, 1921; B2 din L. Davitaşvili, 1956; C şi D din Z. Feider, 1967); c – craniu; fa – fanoane; f – frontal; j – jugal; lb – limbă; mx – maxilar; n – nazal; p – parietal; pmx – premaxilar; soc – supraoccipital; sq – scvamosal.

Ordinul Tubulidentata

În acest ordin sunt cuprinse placentare ce aparţin unei singure specii actuale, *Orycteropus afer,* care trăieşte în Africa la sud de Sahara (Fig. 258-D).

Acest animal insectivor, care ajunge la doi metri lungime, are o înfăţişare deosebită: capul este alungit (Fig. 258-C) şi prelungit cu un fel de rât, puţin lăţit terminal, unde se găsesc nările; urechile sunt foarte mari în formă de cornet, corpul masiv, cu aspect greoi, prezintă membre puternice şi terminate cu gheare foarte dezvoltate ce servesc la săpat. Membrele anterioare sunt tetradactile (degetul I a dispărut) iar axa de simetrie trece printre degetele II şi III, în timp ce membrele posterioare sunt pentadactile. Clavicula este prezentă.

Incisivii şi caninii au dispărut. Molarii au o structură particulară; ei se compun din prisme hexagonale de dentină dispuse în jurul mai multor cavităţi pulpare ce se deschid într-o cavitate comună la baza dintelui – caracter unic printre mamifere (Fig. 258-A-B). Absenţa smalţului este compensată prin creşterea continuă a molarilor.

În stare fosilă, cele mai vechi resturi de tubulidentate datează din Miocenul inferior al Africii de Est (*Myorycteropus*). Relaţiile filogenetice ale tubulidentatelor nu sunt clarificate; unii autori le apropie de insectivore. Absenţa cuspizilor (molarii au o suprafaţă plată) împiedică realizarea unei comparaţii a dentiţiei, aceştia constituind baza de recunoaştere a placentarelor cu originea în condylarthre. Se crede însă că tubulidentatele ar deriva dintr-un grup de condylarthre africane.

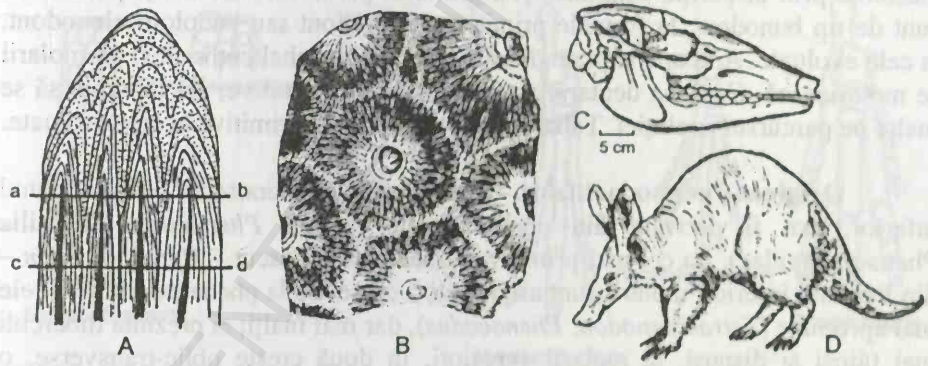


Fig. 258. Tubulidentata. ***Orycteropus*** (Actual). A – secţiune verticală printr-un dinte încă neerodat; a-b, c-d – niveluri successive de eroziune ; B – fragment dintr-o secţiune transversală prin dinte; C – craniul ; D – *O. afer* (A, D după P. Grassé, 1965 ; B după Z. Feider şi colab., 1967 ; C după Colbert, din J. Piveteau, 1958; B din Z. Feider şi colab., 1967).

Ordinul Perissodactyla

În fauna actuală, acest ordin este reprezntat prin cai, rinoceri şi tapiri (clasificaţi în 6 genuri şi 18 specii), ceea ce reprezintă o foarte mică parte din numărul şi diversitatea perisodactilelor care s-au succedat mai ales în prima parte a erei Neozoice (se cunosc circa 150 de genuri cu peste 500 de specii fosile, fiind cel mai numeros grup de copitate din Terţiarul Vechi). Majoritatea perisodactilelor au trăit în America de Nord de unde s-au răspândit şi pe alte continente.

Principala caracteristică a perisodactilelor este legată de structura membrelor care au simetrie mezaxonă (cel puţin cele posterioare), axa de simetrie trecând prin mijlocul degetului III, mai dezvoltat (Fig. 259-B). Tibia se sprijină pe un astragal lung, rectangular, cu o suprafaţă de articulare pronunţată. Faptul că peroneul nu se articulează la calcaneu iar cel de al treilea trochanter femural este prezent, deosebeşte perisodactilele de artiodactile. În cursul evoluţiei, degetele laterale s-au redus progresiv, majoritatea formelor moderne fiind tridactile (degetele II, III şi IV) sau monodactile (degetul III). Carpienele şi tarsienele sunt dispuse seriat.

Dentiţia este completă la formele primitive; la cele evoluate apare o diastemă prin dispariţia caninului şi a primului premolar. Molarii şi premolarii sunt de tip bunodont, la formele primitive, şi lofodont sau bunolofoselenodont, la cele evoluate. Aproape la toate tipurile (cu excepţia chalicotherilor) premolarii se molarizează. Coroana dentară, scurtă la formele primitive, are tendinţa să se înalţe pe parcursul evoluţiei. Talia creşte de la formele primitive la cele evoluate.

Originea perisodactilelor. Perisodactilele, cunoscute din Eocenul inferior, pot fi derivate din condylarthrele de tip *Phenacodus* (Familia Phenacodontidae). La cel mai primitiv perisodactil cunoscut – *Hyracotherium* – din Eocenul inferior, molarii sunt asemănători cu cei de la phenacodontidele cele mai apropiate (*Tetraclaenodon, Phenacodus*), dar mai înalţi; ei prezintă tuberculi mai tăioşi şi dispuşi, la molarii superiori, în două creste oblic-transverse, o protolofă şi o metalofă (Fig. 259).

Zeugopodul creşte în lungime în raport cu stilopodul. La membrul anterior primul deget a dispărut iar al cincilea este redus. Metacarpienele sunt mult mai lungi decât la *Phenacodus*. În cadrul membrului posterior, articulaţia astragalo-naviculară este în formă de şa (aplatizată faţă de condiţia primitivă), limitând posibilitatea mişcărilor laterale şi în sens antero-posterior ale piciorului (caracter de diagnoză pentru perisodactile). Metatarsienele sunt mult alungite iar degetele I şi V au dispărut. Aceste modificări ale membrelor, legate de adaptarea

la locomoţia cursorială, au fost de cea mai mare importanţă în apariţia acestui grup de copitate (Fig. 261).

Principalele familii de perisodactile erau deja individualizate la începutul Eocenului (Fig. 273).

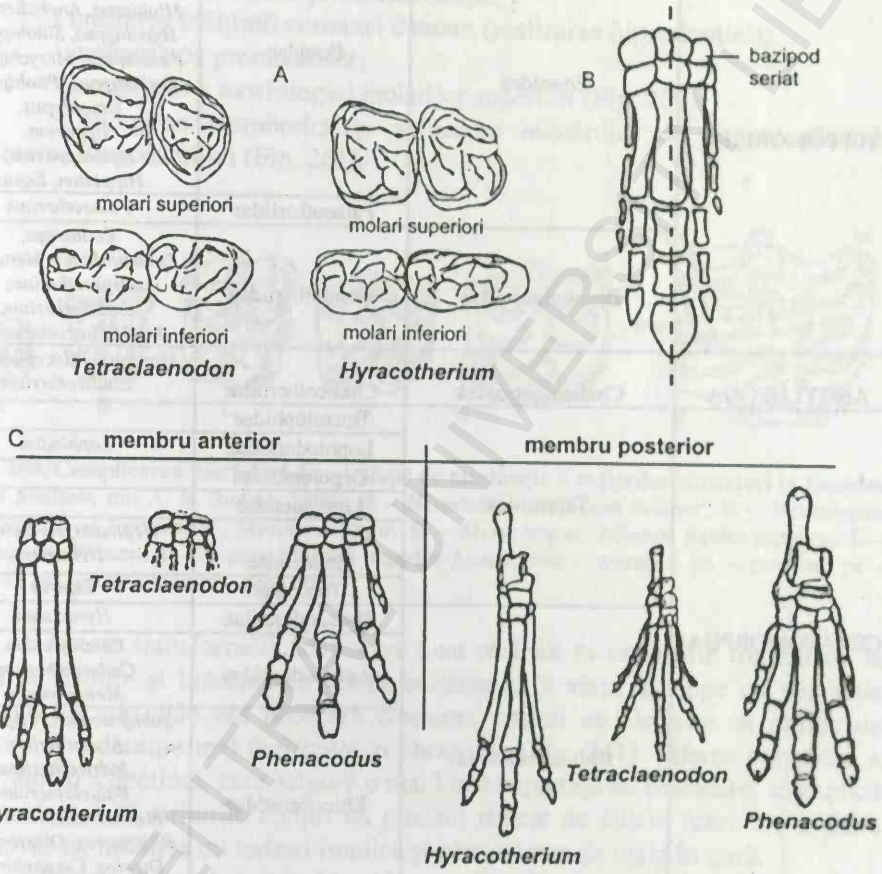


Fig. 259. Comparaţii privind morfologia molarilor (A) şi structura membrelor (C) la condylarthre şi perisodactilele primitive. B – structura membrului cu simetrie mezaxonă la perisodactile. *Tetraclaenodon* şi *Phenacodus*: Condylarthra, Phenacodontidae; *Hyracotherium*: Perissodactyla, Equidae.

Clasificare. Ordinul Perissodactyla cuprinde trei subordine: Hippomorpha, Ancylopoda şi Ceratomorpha (Tab. 12).

Tabelul 12. Clasificarea perisodactilelor prezentate în text (Ordinul Perissodactyla)

Subordinul	Suprafamilia	Familia	Genul
HIPPOMORPHA	Equoidea	Equidae	*Hyracotherium, Orohippus, Haplohippus, Epihippus, Mesohippus, Miohippus, Anchitherium, Hypohippus, Sinohippus, Parahippus, Merychippus, Protohippus, Pliohippus, Dinohippus, Hipparion, Stylohipparion, Hippidion, Equus*
		Palaeotheriidae	*Palaeotherium*
	Brontotherioidea	Brontotheriidae	*Eotitanops, Dolichorhinus, Menodus, Brontotherium, Embolotherium, Brachydiastematherium*
ANCYLOPODA	Chalicotherioidea	Chalicotheriidae	*Moropus, Tylocephalonix, Chalicotherium*
CERATOMORPHA	Tapiroidea	Isectolophidae	
		Lophiodontidae	*Lophiodon*
		Deperetellidae	
		Lophialetidae	
		Helaletidae	*Heptodon, Hyrachius, Helaletes*
		Tapiridae	*Tapirus*
	Rhinocerotoidea	Hyracodontidae	*Hyracodon*
		Amynodontidae	*Paramynodon, Cadurcotherium, Metamynodon*
		Rhinocerotidae	*Subhyracodon, Triplopus, Aceratherium, Indricotherium, Baluchitherium, Menoceras, Teleoceras, Rhinoceros, Dicerorhinus, Diceros, Ceratotherium, Coelodonta, Elasmotherium*

Subordinul Hippomorpha. Acest subordin include două suprafamilii: Equoidea şi Brontotherioidea.

Suprafamilia Equoidea grupează două familii: Equidae şi Paleotheriidae.

Familia Equidae. Cuprinde calul actual şi strămoşii săi. Reprezentanţii acestei familii oferă un exemplu excelent de transformări evolutive la scară mare în ce priveşte talia corpului, structura membrelor şi mărimea relativă a creierului.

Evoluția ecvidelor, începută în Eocenul inferior (acum 55 milioane ani), a înregistrat următoarele transformări principale ale structurii corpului:

- creșterea taliei;
- alungirea porțiunii faciale a craniului, care a presupus alungirea maxilarelor și mărirea suprafeței de masticație;
- creșterea înălțimii coroanei dentare (realizarea hipsodonției);
- molarizarea premolarilor;
- complicarea morfologiei molarilor superiori (Fig. 260);
- alungirea membrelor și reducerea numărului de degete până la realizarea monodactiliei (Fig. 261).

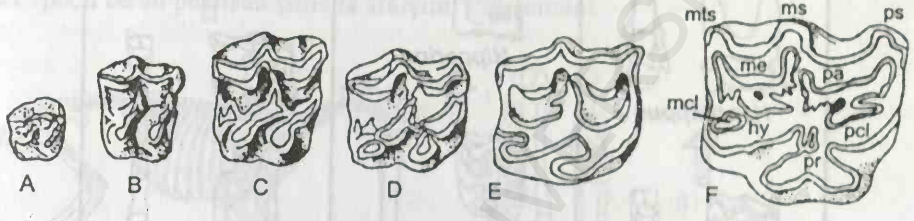


Fig. 260. Complicarea morfologiei suprafeței de masticație a molarilor superiori la Equidae (după Mathew, din A. S. Romer, 1966); A – *Hyracotherium*, Eocen inferior; B – *Mesohippus*, Oligocen; C – *Parahippus*, Miocen inferior; D – *Merychippus*, Miocen mediu-superior; E – *Pliohippus*, Pliocen; F – *Equus*, Pliocen superior-Actual; mts – metastil; pa – paracon; ps – parastil; pcl – protoconul; pr – protocon.

Aceste transformări adaptative s-au realizat în condițiile trecerii de la viața de pădure și hrănirea cu plante suculente, la viața în stepe cu vegetație ierboasă uscată unde era necesară creșterea vitezei de alergare ca mijloc de apărare și o dentiție mai rezistentă la abraziune (Fig. 261). Plierea complexă a smalțului și a dentinei, care asigură o mai bună suprafață de măcinare, se explică și prin faptul că ierburile conțin un procent ridicat de siliciu (care are acțiune abrazivă) iar hrănirea cu ierburi implică și pătrunderea de nisip în gură.

Filogenia calului, considerată mai demult un proces ortoevolutiv, se prezintă astăzi ca un arbore cu multe ramificații (Fig. 264). Principalele etape în evoluția ecvidelor sunt marcate de genurile: *Hyracotherium, Orohippus, Epihippus, Mesohippus, Parahippus, Merychippus, Pliohippus, Dinohippus* și *Equus.*

Hyracotherium (= *Eohippus*) (Fig. 262-A) a trăit în Eocenul inferior în America de Nord și Europa. Are o înălțime la umăr ce variază între 25 și 50 cm. Gâtul și fața sunt scurte, spinarea boltită. Orbitele se găsesc la mijlocul lungimii craniului și sunt deschise posterior.

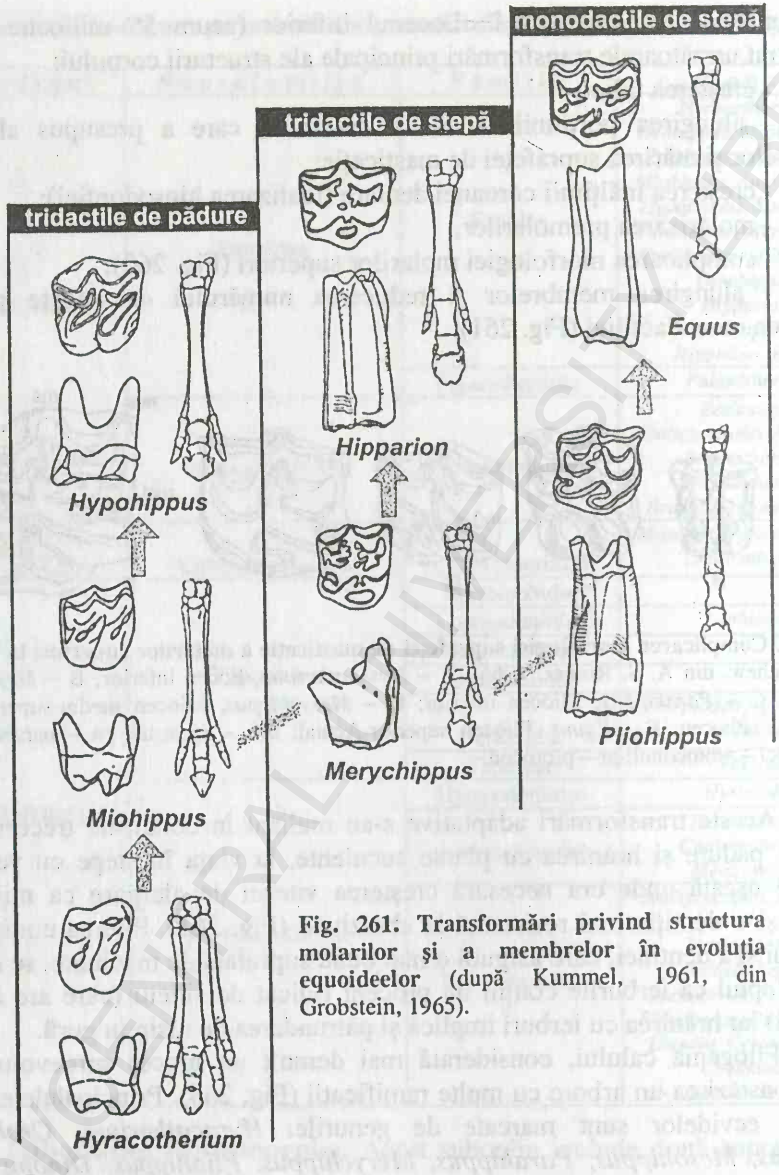


Fig. 261. Transformări privind structura molarilor şi a membrelor în evoluţia equoideelor (după Kummel, 1961, din Grobstein, 1965).

Dinţii la *Hyracotherium* au coroana joasă şi sunt de tip bunodont; cei şase tuberculi ai molarilor II şi III superiori au vârfurile ascuţite şi turtite, prefigurând două creste oblice, transversale, o protolofă anterioară şi o metalofă posterioară. Caninii au formă de cârlig. Premolarii nu sunt molariformi. Membrele anterioare sunt tetradactile iar cele posterioare tridactile. De la acest

nivel al evoluției se desprinde linia paleotherilor, care s-a individualizat în Europa, iar ecvidele continuă evoluția în America de Nord prin genurile *Orohippus* și *Epihippus* din Eocenul mediu și superior. La aceste genuri se realizează o ușoară creștere a taliei și a degetului III, precum și o progresivă molarizare a premolarilor (începe adaptarea la viața în spații deschise). Din Eocenul mediu până la sfârșitul Pliocenului, centrul evoluției ecvidelor s-a aflat în America de Nord.

Mesohippus (Fig. 262-C) (Oligocen inferior-mediu) era de talia unei oi iar membrele anterioare au devenit tridactile (prin dispariția degetului V). Dentiția este clar lofodontă. Din genul *Mesohippus* s-a desprins genul *Anchitherium* (Fig. 262-B) care a migrat în Eurasia în Miocenul inferior, unde a dat specii ce au persistat până la sfârșitul Pliocenului.

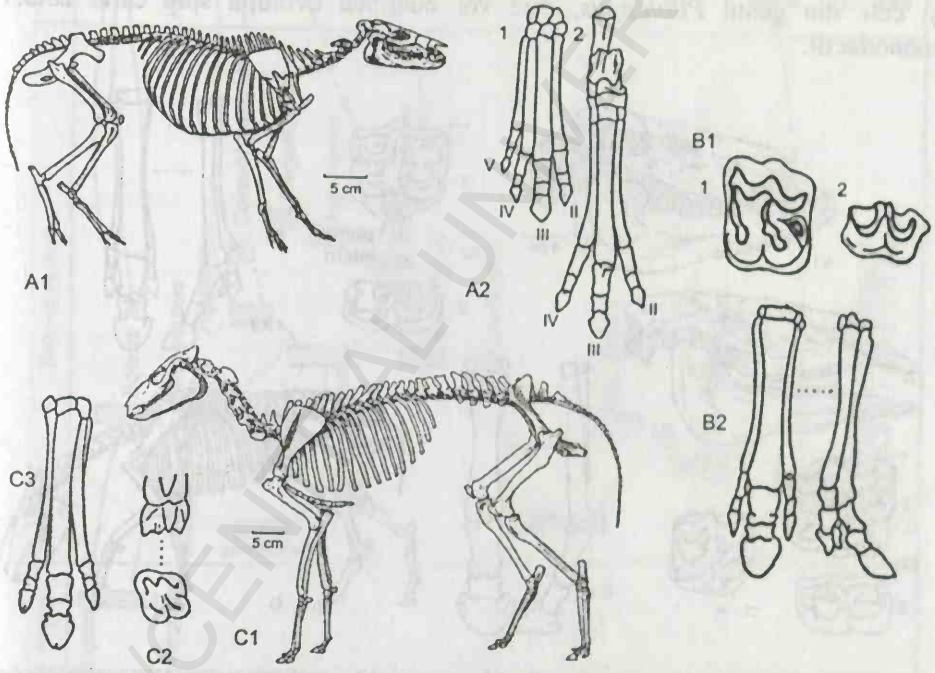


Fig. 262. Equidae. A – *Hyracotherium*, Eocen inferior: A1 – scheletul; A2 – membru anterior (1) și membru posterior (2); B – *Anchitherium aurelianense*, Miocen: molar superior (1) și inferior (2); B2 - membrul anterior; C – *Mesohippus*, Oligocen: C1 – scheletul de *M. bairdii*; C2 – aspectul unui molar superior; C3 – membrul anterior (A1 din L. Davitașvili, 1956; A2 după E. Saulea, 1967; B, C2 și C3 după L. Moret, 1940; C1 după Scott, din J. Piveteau, 1958)

Linia progresivă a ecvidelor se continuă cu genurile succesive *Miohippus* şi *Parahippus* spre primul ecvid care realizează monodactilia funcţională, *Merychippus,* apărut în Miocenul mediu. Acesta era de mărimea unui măgar şi se sprijinea pe degetul III dar păstra încă degetele II şi IV, mai reduse. Dinţii încep să devină hipsodonţi (Fig. 261) şi, corelativ, fălcile devin mai înalte; şirul de dinţi este plasat anterior faţă de orbită şi articulaţia fălcii inferioare. Molarii devin prismatici şi dezvoltă un nou ţesut, cimentul, pentru a mări rezistenţa la abraziune. Orbita se închide posterior, consolidând arcada zigomatică. *Merychippus* este primul ecvid adaptat la alergarea rapidă, susţinută, şi la păscutul ierburilor tari din preriile nord-americane.

La sfârşitul Miocenului, *Merychippus* dă naştere, în America de Nord, la două grupe de ecvide tridactile adaptate la păscut: cele aparţinând genului *Hipparion,* care nu vor depăşi acest nivel evolutiv şi vor dispărea în Pleistocen, şi cele din genul *Pliohippus,* care vor continua evoluţia spre calul actual monodactil.

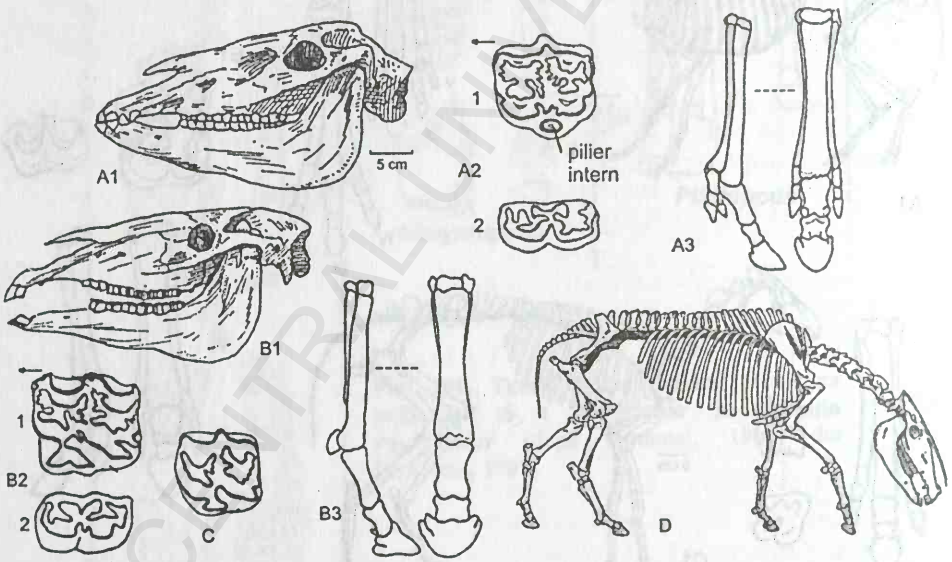


Fig. 263. Equidae. A – *Hipparion gracile*: A1 – craniu; A2 – molar superior (1) şi molar inferior (2); A3 – membru anterior stâng; B – *Equus caballus*: B1 – craniul; B2 - molar superior (1) şi molar inferior (2); B3 – membrul anterior stâng; C – molar de *Equus stenonis* (Pliocen superior); D – *Hippidion neogenum* (Pleistocen, America de Sud) (A-C după L. Moret, 1940; D – după Scott, în J. Piveteau, 1958).

Hipparion (Fig. 263-A). Era un ecvid tridactil dar se sprijinea numai pe degetul median (III). Acest gen se deosebeşte de celelalte ecvide prin protoconul

izolat la nivelul molarilor superiori şi prin depresiunea adâncă din faţa orbitei. Molarii au coroana înaltă şi se caracterizează prin cutarea complicată a fâşiilor de smalţ, adaptare la hrănirea cu iarbă aspră. *Hipparion* migrează, la sfârşitul Miocenului, din America de Nord în Eurasia şi Africa. În Europa, dispare în Pliocen iar în Africa persistă până în Pleistocen.

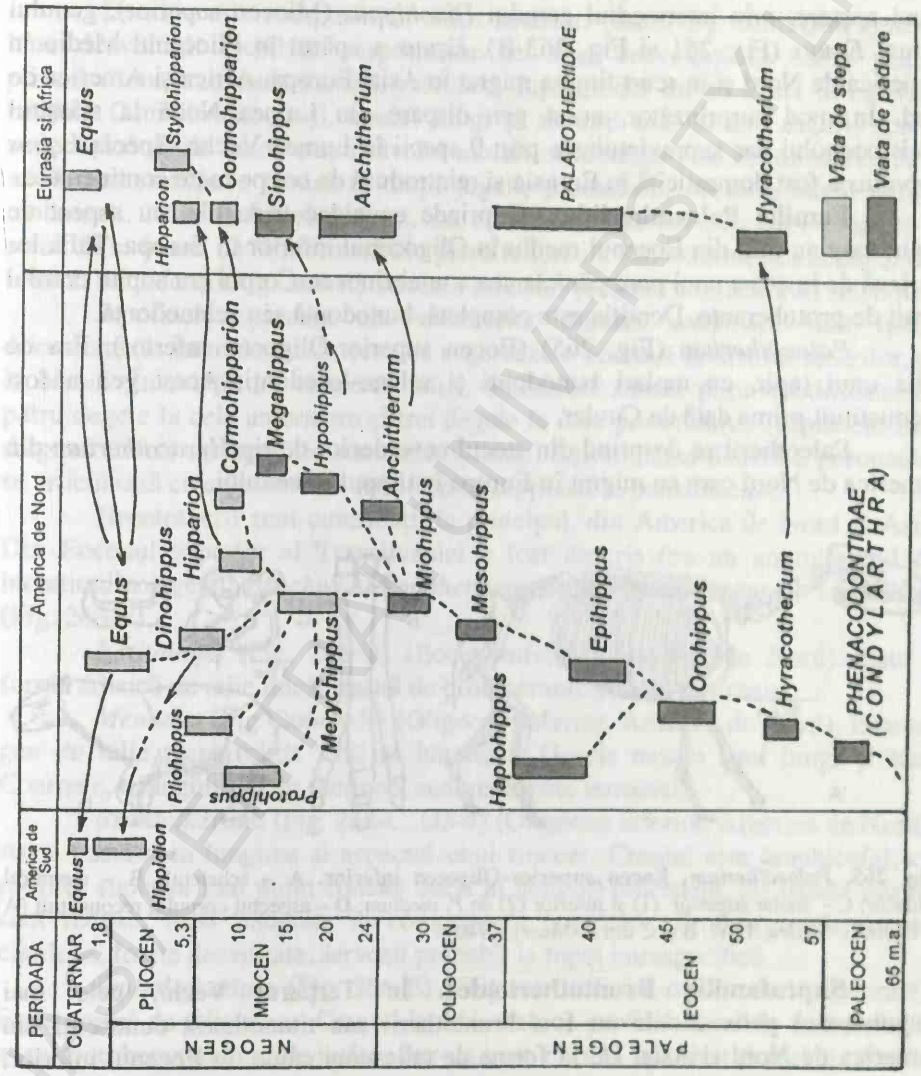


Fig. 264. Evoluţia şi distribuţia paleogeografică a ecvidelor (bazat pe Mac Fadden, 1985).

Pliohippus (Fig. 261) (Miocen superior-Pliocen). Avea degetele laterale (II şi IV) vestigiale iar coroana dentară era mai înaltă decât la *Hipparion.* O linie descendentă din *Pliohippus* pătrunde în America de Sud unde formează genul *Hippidion* (Fig. 263-D), caracterizat printr-o puternică scobitură nazo-maxilară şi picioare relativ scurte, şi care persistă până în Pleistocen. O altă linie se dezvoltă în America de Nord, prin creşterea taliei şi dispariţia degetelor laterale, dând naştere, prin intermediul genului *Dinohippus* (Miocen superior), genului actual *Equus* (Fig. 261 şi Fig. 263-B). *Equus* a apărut în Pliocenul Mediu în America de Nord şi în scurt timp a migrat în Asia, Europa, Africa şi America de Sud. În mod surprinzător, acest gen dispare din Lumea Nouă la sfârşitul Pleistocenului dar supravieţuieşte prin 9 specii în Lumea Veche. Specia *Equus caballus* a fost domesticită în Eurasia şi reintrodusă de om pe toate continentele.

Familia Palaeotheriidae. Cuprinde ecvoidee tridactile, cu aspect de tapir, care au trăit din Eocenul mediu în Oligocenul inferior în Europa. Talia lor variază de la cea a unui porc până la cea a unui rinocer. Corpul era suplu, craniul lipsit de protuberanţe. Dentiţia este completă, bunodontă sau selenodontă.

Palaeotherium (Fig. 265) (Eocen superior-Oligocen inferior). Era de talia unui tapir, cu molari bunodonţi şi seleno-lofodonţi; Acest gen a fost reconstituit prima dată de Cuvier.

Paleotherii se desprind din stocul ecvoideelor de tip *Hyracotherium* din America de Nord care au migrat în Europa în timpul Eocenului.

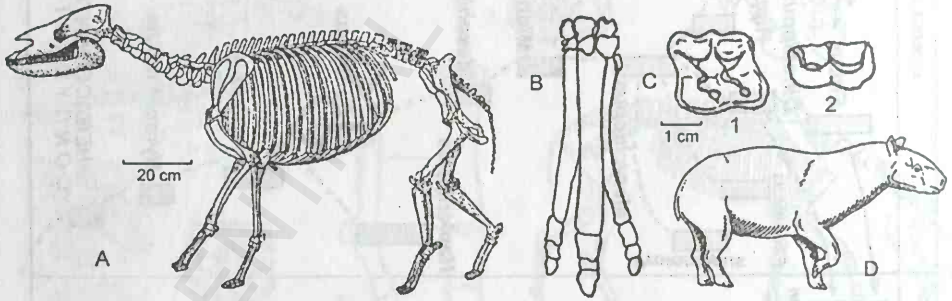


Fig. 265. ***Palaeotherium*****, Eocen superior-Oligocen inferior.** A – scheletul; B – membrul anterior; C - molar superior (1) şi inferior (2) de *P. medium*; D – aspectul corpului reconstituit (A şi D din E. Saulea, 1967, B şi C din L. Moret, 1940).

Suprafamilia Brontotherioidea. În Terţiarul Vechi, cele mai impunătoare perisodactile au fost brontotherii sau titanotherii, cunoscuţi din America de Nord şi Asia. De la forme de talia unui câine, în Eocenul inferior, brontotherii ating talia unui rinocer în timpul extincţiei lor la mijlocul Oligocenului (Fig. 266-G). O dată cu creşterea taliei, s-a dezvoltat, pe parcursul

evoluției, o pereche de protuberanțe osoase la partea anterioară a craniului, pe seama oaselor nazale, mai bine dezvoltate la masculi.

Ca și în cazul rhinocerotoideelor, craniul brontotherilor se scurtează progresiv în partea anterioară iar profilul superior devine concav (craniul formelor primitive semăna cu cel al cailor iar cel al formelor evoluate semăna cu cel al rinocerilor). Arcadele zigomatice sunt masive, puternice.

Dentiția este completă, cu dinții anteriori (incisivi și canini) în general bine dezvoltați. Incisivii, surprinzător de bine dezvoltați la unele genuri primitive, nu erau mult folosiți, judecând după gradul lor de uzură la indivizii bătrâni. Caninii sunt groși, uneori lungi și ascuțiți sau, în alte cazuri, scurți, nedepășind decât foarte puțin nivelul molarilor; dentiția este continuă sau cu o mică diastemă între canini și dinții jugali; premolarii, de talie mică, parțial molarizați. Molarii bunolofodonți, cu coroana joasă; cei superiori prezintă o ectolofă în formă de W, formată din patru tuberculi: doi externi, selenoizi, și doi interni, bunodonți (Fig. 266-C). Molarii inferiori prezintă doi tuberculi selenoizi.

Apofizele spinoase ale vertebrelor dorsale anterioare sunt foarte dezvoltate (la formele mari), ceea ce sugerează o cocoașă la nivelul umerilor, ca la bizoni. În relație cu creșterea taliei, membrele rămân puțin modificate, cu patru degete la cele anterioare și trei degete la cele posterioare. Carpienele sunt dispuse altern; metapodiile sunt relativ lungi. Extremitatea distală a peroneului se articulează cu calcaneum – fenomen excepțional la perisodactile.

Brontotherii sunt cunoscuți, în principal, din America de Nord și Asia. Din Eocenul superior al Transilvaniei a fost descris (cu un anumit grad de incertitudine) genul *Brachydiastematherium*, după o un fragment de mandibulă (Fig. 266-F).

Eotitanops (Fig. 266-D) (Eocen inferior, America de Nord). Este o formă arhaică de talie mică, lipsită de protuberanțe osoase pe craniu.

Menodus (Fig. 266-A-B) (Oligocen inferior, America de Nord). Este un gen de talie mare (circa 2,50 m lungime). Oasele nazale sunt lungi și late. Coarnele, triunghiulare în secțiune, sunt recurbate terminal.

Brontotherium (Fig. 266-C, G3-4) (Oligocen inferior, America de Nord). Avea peste 4 m lungime și aspectul unui rinocer. Craniul este brachicefal, cu profilul superior mai puțin concav decât al genului precedent, iar oasele nazale sunt reduse, fiind integrate în componența coarnelor. Protuberanțele osoase craniene, foarte dezvoltate, serveau probabil la lupta intraspecifică.

Embolotherium (Fig. 266-E) (Oligocen inferior-mediu, Asia Centrală). Era o formă de talie mare. Craniul brachicefal, cu profilul dorsal în formă de șa, avea protuberanțele nazale sudate într-un corn enorm, aplatizat dorsal și orientat înainte și în sus.

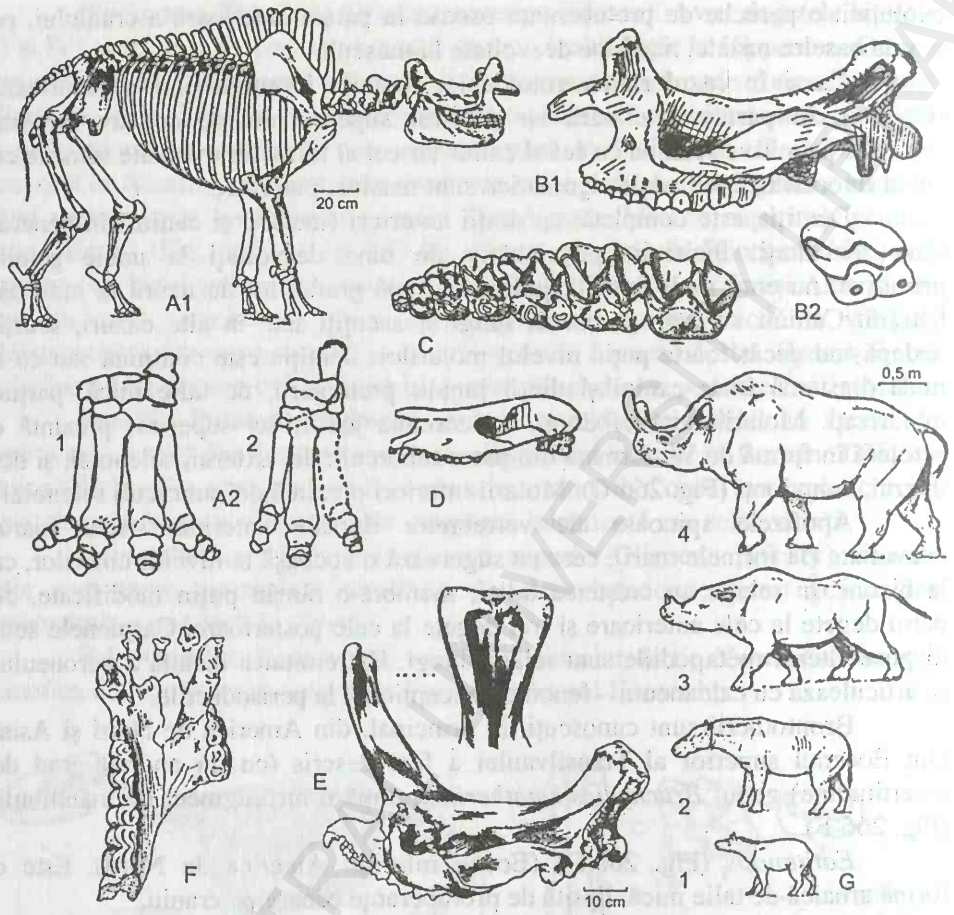


Fig. 266. Brontotherioidea. A – *Menodus*, Oligocen inferior: A1 – scheletul de *M. trigonoceras*; A2 – autopodul anterior (1) şi posterior (2) de *Menodus*; B – *Menodus (=Titanotherium) giganteum*: craniu (B1) şi molar superior (B2); C – seria premolarilor şi molarilor superiori la *Brontotherium*, Oligocen inferior; D – craniul de *Eotitanops*, Eocen – strămoşul brontotheriilor; E – *Embolotherium andrewsi*, Oligocen inferior-mediu – craniu şi protuberanţă nazală; F – *Brachydiastematherium transsylvanicum*, Eocen superior – fragment de mandibulă; G – evoluţia brontotherilor în direcţia creşterii taliei şi a dezvoltării protuberanţelor osoase nazale: 1 – *Eotitanops*, Eocen inferior; 2 – *Dolichorhinus*, Eocen superior; 3 – *Brontotherium leidyi*, Oligocen inferior; 4 – *Brontotherium platyceras*, Oligocen inferior; (A şi E după Osborn, din J. Piveteau, 1958; B şi D din L. Moret, 1940; C şi G după Osborn, din J. Piveteau, 1958; F după V. Barbu, 1968).

Brontotherii sunt copitatele cu una dintre cele mai rapide viteze ale evoluţiei, într-o perioadă de 16 milioane de ani (în care sunt cunoscuţi

stratigrafic), producând aproape 40 de genuri. Deşi au avut o mare arie de răspândire geografică (America de Nord şi Eurasia), brontotherii dispar la mijlocul Oligocenului.

Subordinul Ancylopoda. Cuprinde unele dintre cele mai bizare ungulate, cunoscute din perioada Eocen superior-Pleistocen, la care membrele, tridactile, sunt prevăzute cu gheare.

Familia Chalicotheriidae include cei mai importanţi reprezentanţi ai acestui subordin. Chalicotherii aveau o alură asemănătoare cailor, dar cu membrele anterioare mai lungi decât cele posterioare şi terminate cu gheare retractile (Fig. 267-A3). Craniul este relativ mic şi alungit, dar partea facială tinde să se reducă. Dentiţia este brevidontă, cu o diastemă destul de lungă între incisivi şi premolari. Caninii, bine dezvoltaţi la formele primitive, se reduc şi dispar la cele evoluate. Premolarii sunt nemolarizaţi. Molarii superiori sunt bunolofodonţi, cu o ectolofă largă în formă de W, o metalofă dezvoltată şi o protolofă redusă, fiind asemănători cu cei de la brontotheri; molarii inferiori sunt selenodonţi (Fig. 267-A2-B). Gâtul este alungit. Membrele anterioare ale formelor primitive sunt tetradactile, cu metapodiile alungite, având o constituţie asemănătoare cu cea a brontotherilor.

Tipurile evoluate sunt tridactile, cu metacarpienele mult mai lungi decât metatarsienele. Braţele şi antebraţele sunt egale şi neobişnuit de lungi, cu o mare libertate de mişcare, spre deosebire de restul perisodactilelor adaptate la alergat. Formele evoluate erau metacarpograde, acestea sprijinindu-se pe sol cu extremitatea distală a metacarpienelor (care sunt concave anterior), falangele fiind ţinute ridicate. Falangele terminale ale degetelor sunt alungite, turtite lateral, arcuite şi despicate ca cele de la numeroase edentate xenarthre.

Moropus (Fig. 267-A) (Miocen inferior-mediu, America de Nord; Miocen inferior, Asia). Avea aspectul şi proporţiile cailor, cu membrele anterioare însă mai lungi decât cele posterioare.

Chalicotherium (Fig 267-C) (Miocen inferior-Pliocen, Asia şi Europa; Miocen inferior, Africa). Este genul tipic pentru acest grup, la care membrele anterioare sunt mult mai lungi decât cele posterioare; proporţia membrelor şi specializările centurii pelviene i-ar fi permis adoptarea unei posturi semibipede asemenea gorilelor. S-a crezut că ghearele erau folosite la săpat după tuberculi şi rădăcini, dar dinţii nu prezintă o uzură pe care ar putea să o producă un asemenea tip de hrană. Nici un alt element al scheletului nu este specializat ca la mamiferele săpătoare cunoscute. Fuzionarea radiusului cu ulna împiedică răsucirea antebraţului. Membrele anterioare ar fi putut fi folosite la prinderea ramurilor cu frunze şi aducerea lor spre gură.

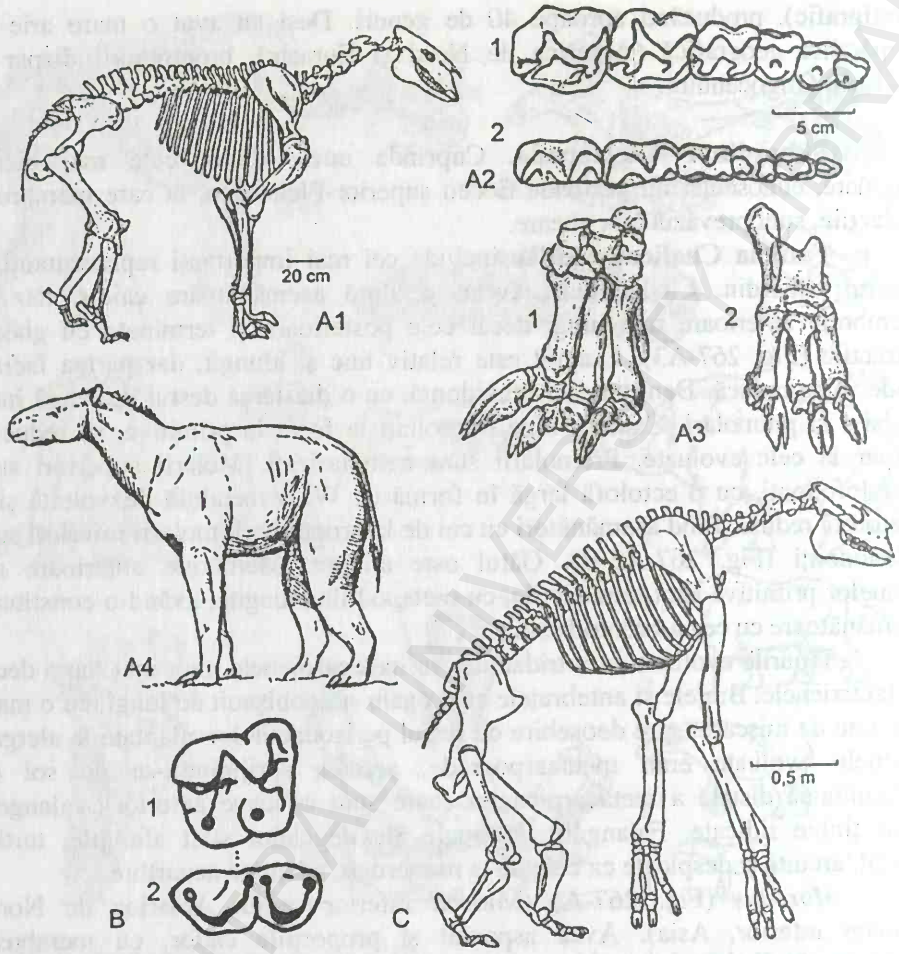


Fig. 267. Chalicotheriidae. A – *Moropus*, Miocen: A1 – scheletul reconstituit; A2 – seria premolarilor şi a molarilor superiori (1) şi inferiori (2); A3 – extremitatea membrului anterior (1) şi a celui posterior (2); A4 – aspectul general reconstituit; B – *Chalicotherium goldfussi*, Miocen – molar superior (1) şi inferior (2); C – reconstituirea scheletului de *Chalicotherium* din Miocenul Europei (A1 după M. Filipescu, 1971; A2 după Peterson, din A. S. Romer, 1966; A3 după Gregory, 1951 şi 1957, din R. Carroll, 1988; A4 din L. Davitaşvili, 1956; B din L. Moret, 1940; C după Coombs, 1983, din R. Carroll, 1988).

Tylocephalonyx (Miocen, America de Nord) este asemănător cu *Moropus* în proporţiile generale ale corpului dar craniul are oasele mult îngroşate, asemenea domului frontal de la dinosaurul *Pachycephalosaurus* şi era probabil utilizat în lupta intraspecifică.

Chalicotherii reprezintă un un tip de ungulate fără echivalent în fauna actuală. Adaptările membrelor şi fosilele legate de faciesuri forestiere (găsite alături de animale arboricole precum pliopitecii) indică faptul că trăiau în păduri. Chalicotherii au apărut în America de Nord şi supravieţuiesc pe acest continent până în Miocenul mediu. În Europa se mai întâlnesc până în Pliocen, ultimele specii persistând în China, India şi Africa până în Pleistocen.

Subordinul Ceratomorpha. Cuprinde tapirii (Suprafamilia Tapiroidea) şi rinocerii (Suprafamilia Rhinocerotoidea).

Suprafamilia Tapiroidea. Sunt perisodactilele actuale cu caracterele ancestrale cel mai puţin modificate, care trăiesc în regiunile calde din America Centrală şi Asia de Sud-Est. Tapirii actuali (Familia Tapiridae cu un singur gen – *Tapirus*) sunt animale greoaie, de până la trei metri lungime, cu membre relativ scurte, cele anterioare tetradactile iar cele posterioare tridactile (Fig. 268-B). Capul prezintă o trompă scurtă. Dentiţia este brevidontă, de tip bunolofodont, cu două lofe transverse (protolofa şi metalofa) bine individualizate (Fig. 268-D-E); cei doi tuberculi, care la rhinocerotoidee formează prin unire ectolofa, aici sunt separaţi şi de formă conică. Premolarii au suferit un proces de molarizare. Între caninul superior şi primul premolar este o diastemă destul de lungă.

Evoluţia tapiroideelor s-a realizat în sensul creşterii taliei (de la mărimea unui iepure până la cea a unui rinocer), dobândirea unei capacităţi cursoriale (radius şi ulna fuzionează, se pierde acromionului care la mamiferele necursoriale susţine clavicula). La tapiroideele asiatice din Eocen (Deperetellidae, Lophialetidae), membrele anterioare devin tridactile (ca şi cele posterioare deja tridactile) iar metapodiile erau relativ lungi şi subţiri. Dentiţia anterioară este aproape întotdeauna completă.

Tapiroideele apar la începutul Eocenului în continentele nordice unde se diversifică, chiar pe parcursul acestei epoci, în cinci familii: Isectolophidae (America de Nord, Asia), Lophiodontidae (Europa), Deperetellidae (Asia), Lophialetidae (Asia), Helaletidae (America de Nord, Eurasia). Din Oligocen se cunosc reprezentanţi ai Familiei Tapiridae, în America de Nord, Europa şi Asia.

Familia Helaletidae. *Heptodon* (Eocen inferior, America de Nord. Asia de Est). Are dentiţia anterioară completă şi diastema postcanină dezvoltată. Falangele lungi. Proporţiile scheletului amintesc de *Mesohippus* dar gâtul este mai scurt şi capul mai îndesat. Acest gen stă, prin caracterele sale, la baza dichotomiei ce a condus spre Rhinocerotoidea şi spre familia modernă Tapiridae.

Helaletes (Eocen mediu, America de Nord; Eocen superior, Asia) prezintă incizia nazală adâncă, ceea ce indică dezvoltarea unei scurte trompe.

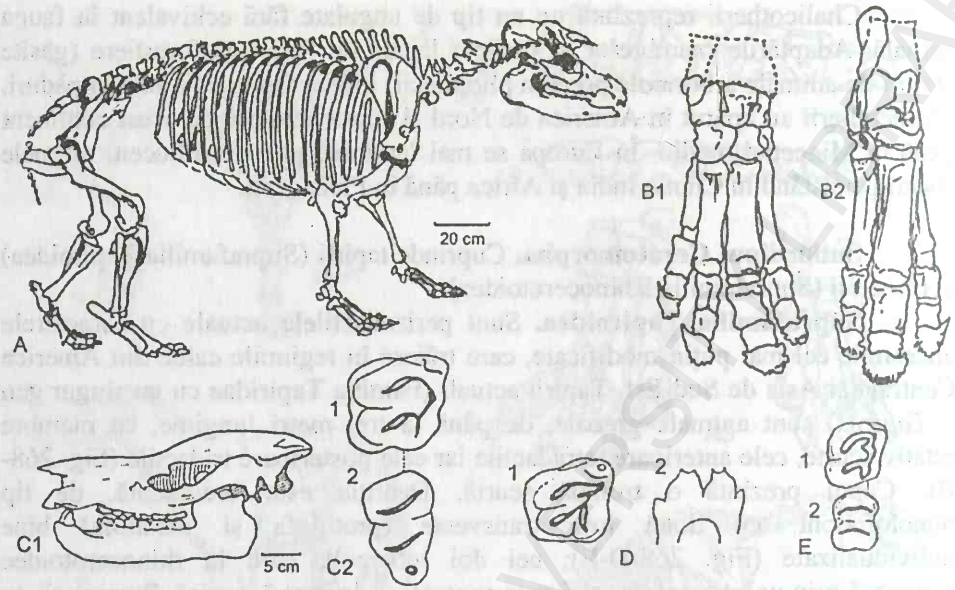


Fig. 268. Tapiroidea. A – schelet de *Tapirus indicus*, Actual; B – *Tapirus terrestris*, Actual – autopodul anterior (B1) şi posterior (B2); C – *Lophiodon*, Eocen: C1 – craniul de *L. leptorhynchus* C2 – aspectul molarilor: molar superior (1) şi ultimul molar inferior cu talonul său (2); D – molar superior de *Hyrachyus*, Eocen superior; E – *Protapirus*, Aquitanian, al treilea molar superior (1) şi molar inferior (2) (A şi B după Bourdelle, din J. Piveteau, 1958; C-E din L. Moret, 1940).

Familia Lophiodontidae. *Lophiodon* (Eocen, Europa). Era o formă de talie mare, cu craniul mai alungit şi îngust decât cel al tapirului actual. Caninii sunt enormi, mai ales la masculi. Ultimul molar inferior prezintă un talonid care nu există la *Tapirus* (Fig. 268-C2-2).

Familia Tapiridae. Genul actual *Tapirus* (Fig. 268-A) este cunoscut din Miocen (Eurasia, America de Nord şi Centrală). O caracteristică a acestor tapiri este legată de dentiţia anterioară: al treilea incisiv superior este puternic, caniniform, şi separat de caninul superior, cu mult mai mic, printr-o mică diastemă. Din Europa, tapirii au dispărut în Pleistocen, când aria lor de răspândire s-a micşorat mult.

Pentru faptul că tapirii sunt singurele perisodactile în viaţă care păstrează starea tetradactilă a membrelor anterioare (ca toate perisodactilele eocene), sunt considerate „fosile vii" ale faunei actuale.

Suprafamilia Rhinocerotoidea. După declinul tapiroideelor de la sfârşitul Eocenului, un alt grup de perisodactile se diversifică – rinocerii. Rinocerii actuali (patru genuri), ca şi mulţi dintre cei fosili, sunt animale de talie mare, greoaie, cu corpul masiv, susţinut de membre robuste terminate prin trei

degete funcționale, degetul III fiind mai alungit (Fig. 270-B). Craniul este în general alungit, convex în regiunea nazală și înălțat în porțiunea occipitală (Fig. 270-A); în dreptul frontalelor, el este concav la formele actuale dar convex la unele forme fosile. Pe oasele nazale se dezvoltă unul sau două coarne, lipsite de un suport osos și situate unul după altul în planul de simetrie; ele sunt alcătuite din fibre cornoase cimentate și nu se păstrează prin fosilizare. Orbita nu este separată de fosa temporală. Cutia craniană este formată din oase pneumatice.

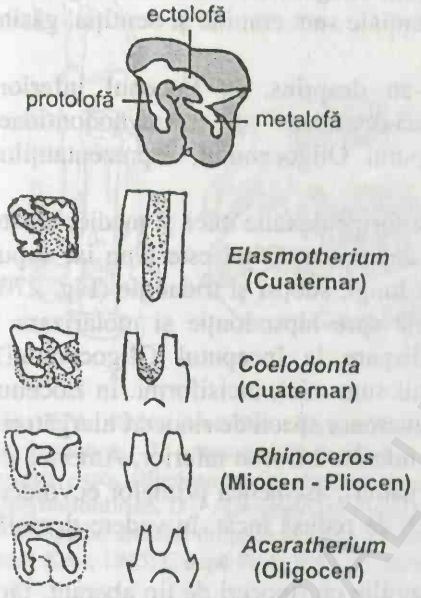


Fig. 269. Dentiția lofodontă la rinoceri și evoluția ei spre hipsodonție (după M. Filipescu, 1971).

Dentiția anterioară, la formele evoluate, este redusă sau absentă, și separată de cea posterioară printr-o diastemă. Dinții sunt înveliți în întregime de smalț. Molarii au coroana joasă, dar la unele genuri fosile evoluate coroana este înaltă (Fig. 269). Molarii sunt de tip lofodont; cei superiori cu o protolofă și o metalofă perpendiculare pe ectolofă, rezultând o figură în forma literei grecești π; pe molarii inferiori există două creste sub formă de V. Spre deosebire de tapiroidee, ectolofa are cei doi tuberculi principali fuzionați. Uneori premolarii capătă structura molarilor.

Membrele sunt masive, cu proporții relative care variază adesea chiar în cadrul aceluiași gen. Femurul prezintă cel de-al treilea trochanter, foarte dezvoltat, situat la jumătatea lungimii diafizei. Falangele terminale sunt reduse și lățite, fiind învelite în copite foarte bine dezvoltate.

Rinocerii actuali au învelișul pilos redus (cu excepția rinocerului de Sumatra care la vârste tinere are o blană dezvoltată). În Cuaternar, a existat rinocerul blănos, cu o blană foarte dezvoltată. Rinocerii primitivi, alergători, aveau probabil corpul acoperit cu păr scurt asemenea cailor.

Primele rinocerotoidee sunt cunoscute de la începutul Eocenului superior din America de Nord și Asia. Genurile primitive erau asemănătoare tapiroideelor ca mărime și formă, dar dinții prezintă creste mai tăioase și corona mai înaltă. Tapiroidele helaletide, precum *Hyrachius* și *Heptodon* din Eocen, prezintă caractere ce le apropie de rinocerotoidee.

Evoluţia rinocerotoideelor s-a realizat prin următoarele transformări evolutive: mărirea taliei, reducerea numărului de degete la trei, dezvoltarea coarnelor nazale, osificarea progresivă a septului nazal de la partea sa anterioară spre cea posterioară; oasele nazale s-au dezvoltat în raport cu dezvoltarea coarnelor şi reducerea dinţilor anteriori. La unele genuri s-a realizat creşterea înălţimii coroanei dentare. Structura dentară s-a complicat tot mai mult iar văile dintre creste au fost tot mai mult umplute cu ciment. Se cunosc circa 40 de genuri cu zeci de specii fosile ale căror relaţii filogenetice sunt uneori greu de precizat (în sistematica rinocerilor fosili, esenţiale sunt craniile şi dentiţia, găsite mai rar, şi mai puţin oasele membrelor).

Dintre tapiroideele Helaletidae s-au desprins, în Eocenul inferior, rinocerotoideele din Familiile Hyracodontidae şi Amynodontidae. Hyracodontidele vor da naştere, la începutul Oligocenului, reprezentanţilor Familiei Rhinocerotidae.

Familia Hyracodontidae. Cuprinde forme de talie mică şi medie, lipsite de coarne, care prezintă unele specializări cursoriale. Gâtul este lung iar capul asemănător cu cel de la cai. Picioarele sunt lungi, subţiri şi tridactile (Fig. 270-C2). Dentiţia, completă, prezintă o tendinţă spre hipsodonţie şi molarizare a premolarilor (primul premolar inferior dispare la începutul Oligocenului). Incisivii sunt spatulaţi sau ascuţiţi iar caninii sunt mici, incisiformi. În Eocenul superior şi Oligocenul inferior au existat numeroase specii de rinoceri alergători.

Hyracodon (Fig. 270-C) (Oligocen inferior-Miocen inferior, America de Nord) era de talie mică şi trăia probabil în păduri, asemenea primelor ecvoidee. Extremitatea liberă a oaselor nazale este atât de redusă încât, în vedere dorsală, nu ascunde premaxilarele.

Familia Amynodontidae. Este o familie cu rinoceri de tip aberant, fără coarne, mai mult sau mai puţin adaptaţi la viaţa semiacvatică, cu nazalele scurte, brusc trunchiate anterior. Craniul este masiv şi foarte alungit la formele primitive (*Paramynodon*, Eocen superior, Asia de Sud-Est), şi foarte scurt la formele evoluate (*Cadurcotherium,* Oligocen, Asia; Oligocen mediu, Europa), întotdeauna cu porţiunea anteorbitară scurtă. Hipsodonţia este accentuată. Incisivii, la început mari şi asemănători între ei, se reduc ulterior numeric şi devin mici şi ascuţiţi. Caninii, în mod primitiv de talie moderată, se vor dezvolta în defense formidabile amintind de hipopotami. Premolarii suferă un proces de reducere ca număr şi dimensiuni. Molarii au un aspect tipic rinocerilor dar comprimaţi transversal. Talia creşte progresiv pe parcursul evoluţiei lor. Membrele anterioare, cu simetrie paraxonă, conservă structura primitivă tetradactilă, cu toate cele patru degete funcţionale. Nu sunt semnalate adaptări cursoriale mai avansate decât cele deja cunoscute la tapiroidee.

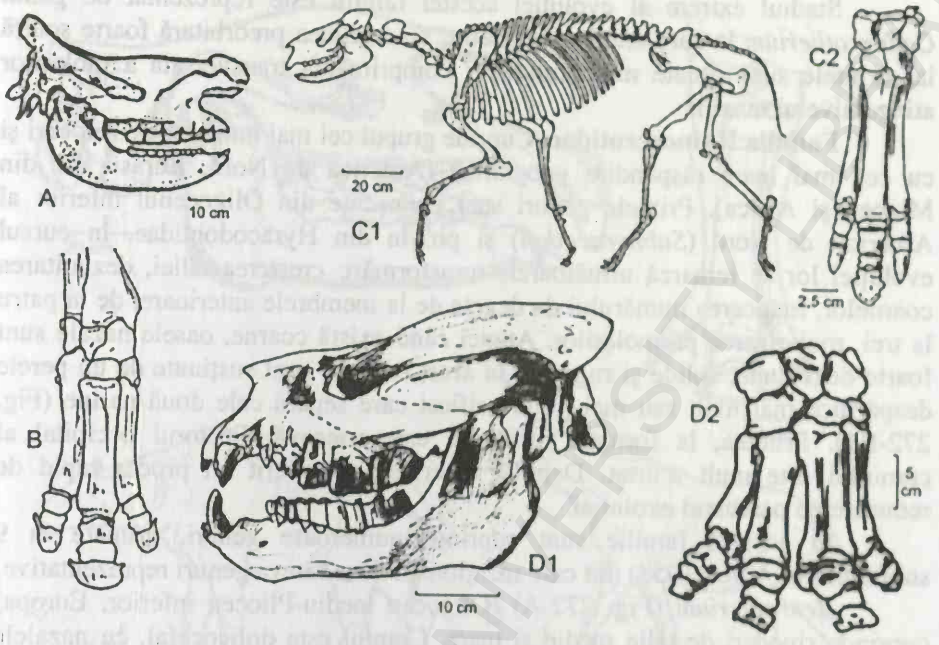


Fig. 270. Rhinocerotoidea. Hyracodontidae. A – craniul unui rinocer actual (*Diceros pachygnatus*); B – autopodul membrului tridactil de *Rhinoceros*, Actual; C – *Hyracodon nebrascensis*, Oligocen mediu, America de Nord: scheletul (C1) şi piciorul posterior drept (C2); **Amynodontidae.** D – *Metamynodon planifrons*, Oligocen mediu, America de Nord: craniul (D1) şi autopodul anterior drept cu simetrie paraxonă (D2); (A după Gaudry, din A. S. Romer, 1966; B după Kent, 1965; C după Scott, din J. Piveteau 1958; D după Scott şi Cope, din J. Piveteau, 1958).

În Paleogen amynodontidele au avut o mare răspândire geografică. Primele forme sunt cunoscute din Eocenul superior (America de Nord, Asia de Est) iar ultimele din Miocenul inferior (America de Nord şi Eurasia).

Metamynodon (Fig. 270-D) (Eocen superior-Oligocen inferior, America de Nord; Miocen inferior, Asia de Est) ajungea la 5 m lungime şi ducea un mod de viaţă asemănător, probabil, hipopotamilor. Craniul atrage atenţia prin asemănarea cu cel al unui mare carnivor decât cu craniul unui rinocer (Fig. 270-D1). Acesta este alungit, dar cu porţiunea facială scurtă, cu o creastă sagitală puternică şi arcade zigomatice enorme. Nazalele sunt trunchiate brusc. Molarii şi caninii sunt hipertrofiaţi faţă de incisivi şi premolari care sunt reduşi. Dantura este izbitor de asemănătoare cu cea de la Astrapotheriidae (Fig. 237-C), din Oligocenul şi Miocenul Americii de Sud (paralelism evolutiv).

Scheletul indică faptul că era un animal greoi. Gâtul este scurt, trunchiul alungit, membrele cu oase scurte şi robuste.

Stadiul extrem al evoluției acestei familii este reprezentat de genul *Cadurcotherium* la care craniul este scurt, cu regiunea preorbitară foarte scurtă iar orbitele sunt situate mult posterior; comprimarea transversală a molarilor atinge nivelul maxim.

Familia Rhinocerotidae. Cupride grupul cel mai numeros de rinoceri și cu cea mai mare răspândire geografică (America de Nord, Eurasia iar din Miocen și Africa). Primele genuri sunt cunoscute din Oligocenul inferior al Americii de Nord (*Subhyracodon*) și provin din Hyracodontidae. În cursul evoluției lor se remarcă următoarele transformări: creșterea taliei, dezvoltarea coarnelor, reducerea numărului de degete de la membrele anterioare, de la patru la trei, molarizarea premolarilor. Atunci când există coarne, oasele nazale sunt foarte dezvoltate, solide și rugoase; în acest caz, ele sunt susținute de un perete despărțitor mai mult sau mai puțin osificat care separă cele două narine (Fig. 272-B1). Fruntea, la formele moderne, este concavă. Sectorul occipital al craniului este mult scurtat. Dentiția anterioară a suferit un proces rapid de reducere pe parcursul evoluției.

În această familie sunt cuprinse numeroase genuri, grupate în 9 subfamilii (J. Viret, 1958) din care menționăm doar câteva genuri reprezentative.

Aceratherium (Fig. 272-A) (Oligocen mediu-Pliocen inferior, Europa) cuprinde rinoceri de talie medie și mare. Craniul este dolicocefal, cu nazalele lungi, înguste și cu tendința de a se răsuci în sus la formele evoluate. Coarnele lipsesc; la *A. incisivum* exista un mic corn frontal, probabil numai la masculi.

Baluchitherium (Fig. 271-A-C) (Oligocen superior-Miocen inferior, Asia) a fost cel mai mare mamifer care a trăit pe uscat; atingea 5,40 m înălțime la umăr, 7-8 m lungime, din care craniul avea 1, 20 m lungime. Se crede că ajungea la 15-18 tone greutate, intrând în felul acesta în categoria de mărime a marilor dinosauri. Ca aspect general, se apropie de *Aceratherium,* cu care a fost contemporan dar cu capul proporțional mai mic. Craniul (Fig. 271-A) este lung și aplatizat, cu fruntea convexă, oasele nazale subțiri și curbate în jos. Zona occipitală este extrem de îngustă, cu condilii deosebit de mari. Dentiția anterioară este redusă la o pereche de incisivi robuști transformați în defense. Dinții jugali, brachiodonți, sunt tipici pentru un rinocerotid arhaic. În ciuda greutății enorme, *Baluchitherium* a conservat caracterele strămoșilor alergători, combinând trăsături ale rinocerilor cursoriali ce cele ale rinocerilor graviportali. Astfel, membrul anterior, asemenea celui unui copitat alergător, are zeugopodul lung în raport cu stilopodul, indicele radio-femural fiind superior celui de la *Equus*. În schimb, la membrele posterioare stilopodul este mai lung decât zeugopodul, ca la animalele graviportale (proboscidieni, sauropode). Metapodiile mediane sunt alungite și groase (Fig. 271-B), pentru a susține greutatea corpului.

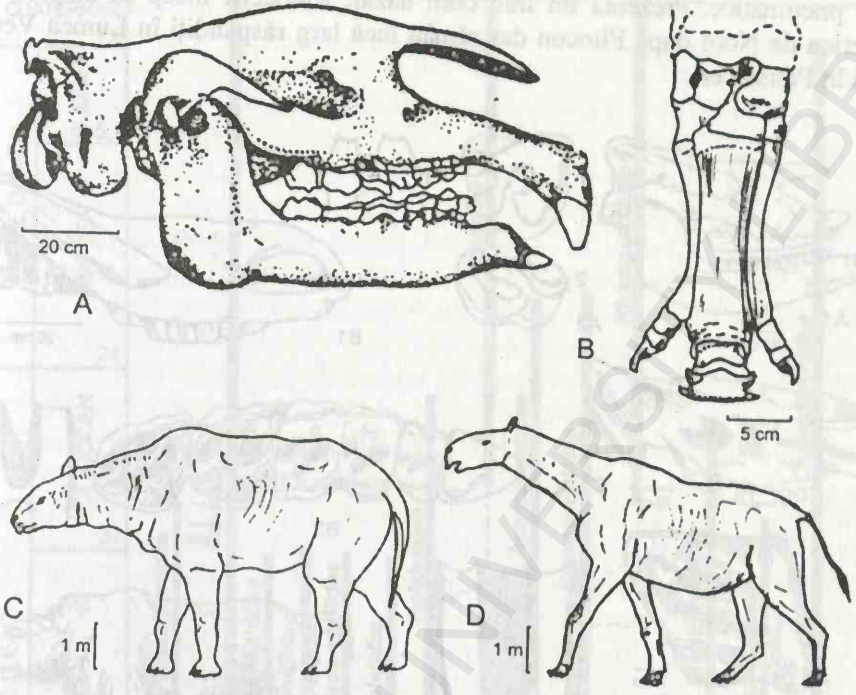


Fig. 271. ***Baluchitherium grangeri*, Aquitanian.** A – craniul; B – piciorul anterior drept; C – reconstituirea corpului; D – reconstituirea rinocerului gigantic *Indricotherium* din Oligocen-Miocen, Eurasia; (A din L. Davitaşvili, 1956; B după Granger şi Gregory, din J. Piveteau, 1958).

Indricotherium (Fig. 271-D) (Oligocen, Asia; Miocen, Europa). Gen foarte asemănător cu precedentul, avea peste 5 m înălţime, gâtul lung, cu o alură ce aminteşte de girafe; era lipsit de coarne. Incisivii de pe fiecare maxilar erau alungiţi, cu aspect de defense. Unii autori consideră că genurile *Baluchitherium, Indricotherium* şi *Paraceratherium* sunt sinonime sau reprezintă subgenuri ale aceluiaşi gen (inclus uneori în Familia Hyracodontidae).

În Miocenul din America de Nord foarte comun a fost genul *Menoceras,* un rinocer de circa 3 m lungime, cu picioarele înalte şi care prezenta două coarne ce porneau de la acelaşi nivel, asemenea protuberanţelor osoase de la brontotheri. Aceşti rinoceri au trăit în turme imense după cum rezultă din numărul foarte mare de schelete fosilizate; scheletele se află în depozite cu cenuşă vulcanică, fapt care ar sugera că extincţia lor s-a datorat unor erupţii vulcanice puternice. Un alt gen, comun în Miocenul şi Pliocenul Americii de Nord, a fost *Teleoceras,* gen de origine asiatică. Acesta avea proporţiile unui hipopotam, cu corpul lung până la 5 m, picioarele scurte. Craniul nu cuprinde

oase pneumatice. Prezenta un mic corn nazal. Rinocerii încep să dispară din America de Nord după Pliocen dar rămân încă larg răspândiţi în Lumea Veche până în Pleistocen.

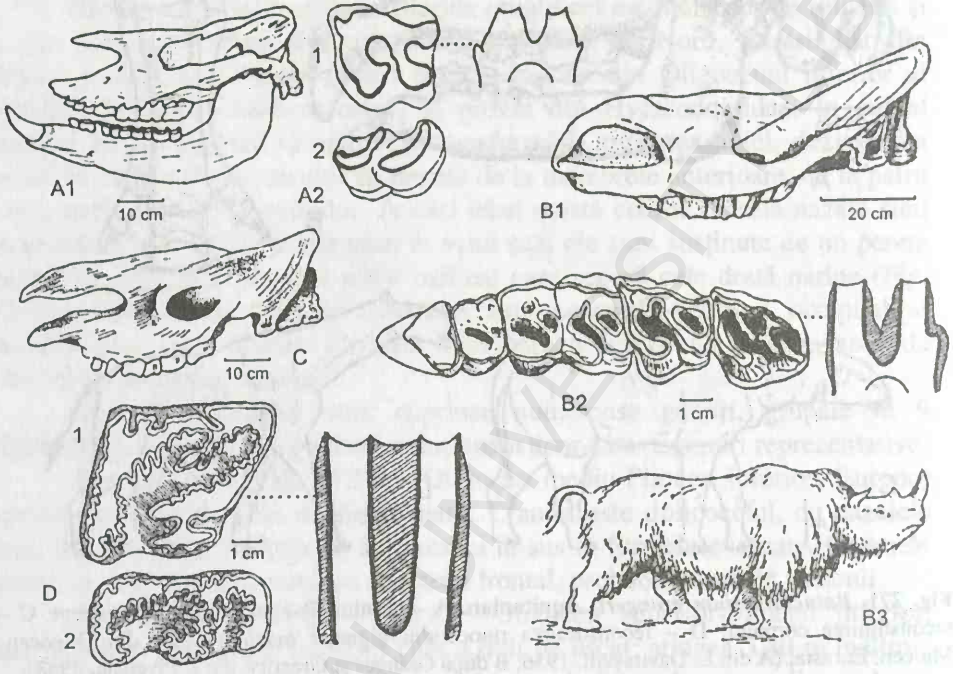


Fig. 272. Rhinocerotidae. A – *Aceratherium*, Oligocen mediu-Pliocen inferior: craniu (A1) şi molarii superior (1) şi inferior (2); B – *Coelodonta antiquitatis*, Pleistocen: craniul cu perete internazal (B1) şi seria premolarilor şi a molarilor superiori (B2); aspectul general reconstituit (B3); C – craniu de *Rhinoceros leptorhinus*, Pliocen superior; craniul nu prezintă perete internazal; *Elasmotherium*, Cuaternar – aspectul complicat al lofelor de pe un molar superior (1) şi un molar inferior (2); coroana dentară este foarte înaltă (A din L. Moret, 1940; B1 după Termier, din J. Piveteau, 1958; B2 din J. Piveteau, 1958; B3 din E. Saulea, 1967; C din V. Barbu, 1968; D din L. Davitaşvili, 1956).

Genul actual *Rhinoceros* apare în Miocenul mediu al Europei. Se caracterizează printr-un craniu scurt, nazalele puternic ascuţite. Poartă un singur corn. În Pliocenul Moldovei (Iaşi) a fost găsit *Rhinoceros leptorhinus*, specie lipsită de peretele internazal (Fig. 272-C).

Dicerorhinus prezintă un corn nazal şi unul frontal iar nazalele sunt recurbate anterior. Supravieţuitor al Cuaternarului, *Dicerorhinus* trăieşte acum într-o arie limitată din sud-estul Asiei şi Indonezia; în Miocen şi Pliocen era prezent şi în Europa şi Africa.

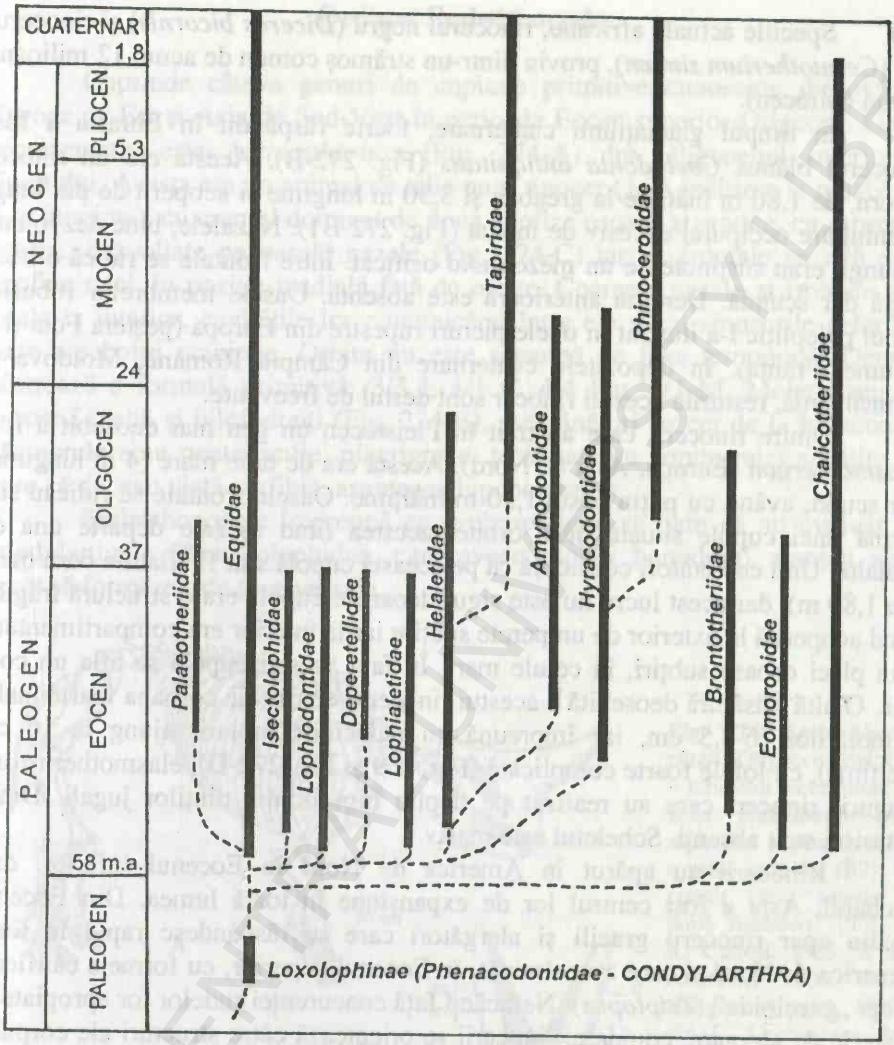


Fig. 273. Relaţiile filogenetice dintre familiile de perisodactile (bazat pe R. Carroll, 1988).

Diceros (Fig. 270-A) (Ponţian-Actual, Africa; Ponţian, Europa) se caracterizează printr-un occiput înclinat spre spate, cavitatea orbitară cu o poziţie joasă, nazalele rotunjite, groase şi trunchiate anterior, cu rugozităţi până la extremitate. Molari brachiodonţi. Cele două coarne sunt apropiate între ele.

Ceratotherium (Pleistocen-Actual, Africa) se deosebeşte de *Diceros* prin craniul alungit, cu porţiunea facială înaltă, molari subhipsodonţi.

Speciile actuale africane, rinocerul negru (*Diceros bicornis*) şi rinocerul alb (*Ceratotherium simum*), provin dintr-un strămoş comun de acum 12 milioane de ani (Miocen).

În timpul glaciaţiunii cuaternare, foarte răspândit în Eurasia a fost rinocerul blănos *Coelodonta antiquitatis* (Fig. 272-B). Acesta era un rinocer bicorn, de 1,80 m înălţime la greabăn şi 3,50 m lungime şi acoperit de păr lung. Craniul are occiputul excesiv de înălţat (Fig. 272-B1). Nazalele, bine dezvoltate şi lungi, erau susţinute de un mezetmoid osificat. Între frontale se ridică o bosă largă dar scundă. Dentiţia anterioară este absentă. Oasele membrelor robuste. Omul paleolitic l-a ilustrat în unele picturi rupestre din Europa (peştera Font-de-Gaume, Franţa). În depozitele cuaternare din Câmpia Română, Moldova şi Transilvania, resturile acestui rinocer sunt destul de frecvente.

Dintre rinocerii care au trăit în Pleistocen un gen mai deosebit a fost *Elasmotherium* (Europa, Asia de Nord). Acesta era de talie mare (4 m lungime) dar scund, având cu puţin peste 1,50 m înălţime. Oasele frontale se ridicau sub forma unei cupole situată între orbite, acestea fiind aşezate departe una de cealaltă. Unii cercetători consideră că pe această cupolă s-ar fi aflat un corn mare (de 1,80 m), dar acest lucru nu este sigur deoarece cupola era o structură fragilă, fiind acoperită la exterior de un perete subţire iar la interior era compartimentată, prin plăci osoase subţiri, în celule mari. În faţa acestei cupole se afla un corn mic. O altă trăsătură deosebită a acestui rinocer o constituie coroana foarte înaltă a molarilor (6-8,5 cm, iar împreună cu rădăcinile molarii ajung la 16 cm înălţime), cu lofele foarte complicate (Fig. 269 şi Fig. 272-D), elasmotherii fiind singurii rinoceri care au realizat pe deplin hipsodonţia dinţilor jugali. Dinţii anteriori sunt absenţi. Scheletul este masiv.

Rinocerii au apărut în America de Nord în Eocenul inferior, dar, probabil, Asia a fost centrul lor de expansiune în toată lumea. Din Eocenul mediu apar rinocerii gracili şi alergători care se răspândesc rapid în toată America de Nord şi care au culminat, în Eocenul superior, cu formele calificate drept „gazeloide" (*Triplopus*). Nefăcând faţă concurenţei rudelor lor apropiate în materie de alergare, equidele, rinocerii se orientează către structuri ale corpului masive, oprind transformarea membrelor la starea tridactilă. Prin genul *Baluchitherium*, rinocerii deţin recordul absolut de mărime printre mamiferele de uscat. Diversificându-se în numeroase specii, rinocerii au constituit unul dintre cele mai înfloritoare grupe de copitate din Terţiar. Dar, ca în cazul tuturor animalelor de talie mare, adaptarea la schimbările rapide de mediu este mai dificilă. În Pliocen, rinocerii dispar din America de Nord, apoi în Pleistocen dispar din Europa şi în marea lor majoritate din Asia.

Ordinul Embrithopoda

Cuprinde câteva genuri de copitate primitive cunoscute din Africa, Europa de Est şi Asia de Sud-Vest în perioada Eocen superior-Oligocen. Genul reprezentativ este *Arsinoitherium* (Fig. 274-A) din Oligocenul inferior al Egiptului. Acesta era un animal de talia unui rinocer (1,75 înălţime la greabăn şi 3 m lungime), cu craniul dominat de două apofize osoase gigantice, cu aspect de coarne, dezvoltate pe oasele nazale (Fig. 274-C) iar pe frontale se află două apofize mici, în poziţie medială faţă de orbite. Coarnele nazale şi frontale sunt goale la interior, cavităţile lor comunicând între ele şi cu sinusurile celorlalte oase ale bolţii craniene. Orbita nu este separată de fosa temporală. Dentiţia păstrează o formulă primitivă: 3/3 I, 1/1 C, 4/4 Pm, 3/3 M. Molarii sunt cu coroană înaltă şi bilofodonţi (Fig. 274-B), asemănători cu cei de la hyracoidee. Membrele erau pentadactile, plantigrade, terminate cu copite mici şi lăţite. Se pare că duceau viaţă amfibie, asemenea hipopotamilor.

Embrithopodele împreună cu proboscidienii se pare că au evoluat din condylarthrele Phenacolophidae, care aveau molari bunodonţi aranjaţi astfel încât să formeze lofe transversale.

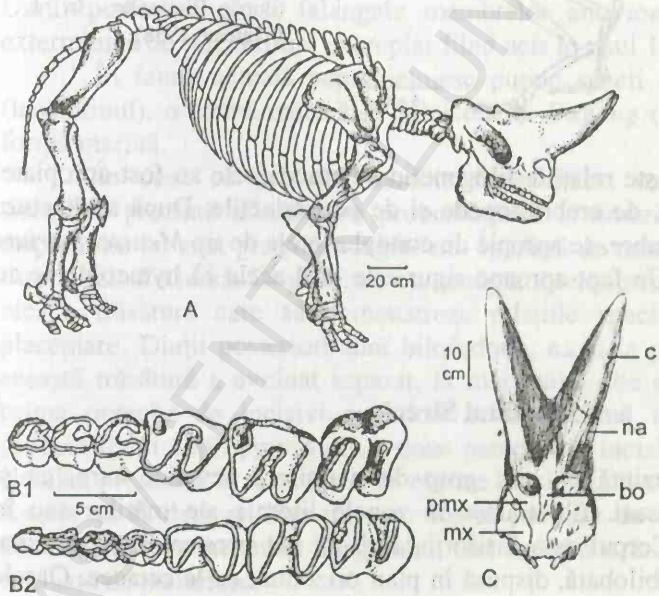


Fig. 274. ***Arsinoitherium zitteli***, Oligocen (Egipt); A – scheletul reconstituit; B – seria premolarilor şi a molarilor superiori (B1) şi a celor inferiori (B2); C – craniu văzut anterior (A după Andrews, 1906, din R. Carroll, 1988, B după Andrews, 1906, din E. Hanganu şi colab. 1983; C din C. Dechaseaux, în J. Piveteau, 1958); bo – bară osoasă care separă narinele; c – corn nazal; na – nazal; mx – maxilar; pmx – premaxilar.

Ordinul Hyracoidea

Cuprinde ungulate de talie mică, asemănătoare ca aspect general şi mărime cu iepurii (Fig. 275), cunoscute din Eocenul superior în Actual din Africa, Europa şi Asia. Incisivii au creştere continuă iar molarii sunt de tip bonodont până la lofodont. Membrele sunt scurte, plantigrade, cele anterioare tetradactile iar cele posterioare tridactile. Axa membrelor trece prin degetul III. Toate degetele sunt prevăzute cu unghii, cu excepţia degetului interior de la membrul posterior, care prezintă o gheară. Femurul prezintă cel de-al treilea trochanter pronunţat.

Formele actuale, ce aparţin în totalitate familiei Procaviidae, sunt cunoscute în stare fosilă din Africa, unde trăiesc şi astăzi, începând din Eocen.

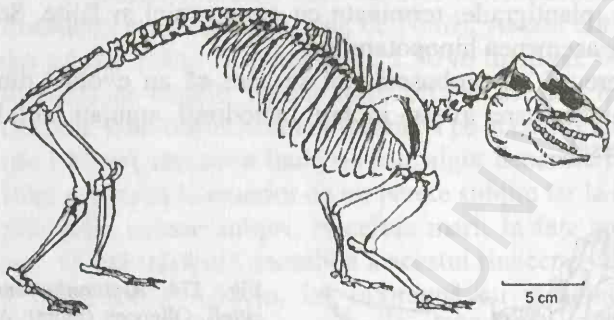


Fig. 275. *Heterohyrax syriacus*, damanul de stepă (Actual). Scheletul (după Blainville, în J. Piveteau, 1958).

În ceea ce priveşte relaţiile filogenetice, hyracoideele au fost apropiate, după aspectul molarilor, de embrithopode şi de perisodactile. După arhitectura craniană, dentiţie şi membre, se apropie de condylarthrele de tip *Meniscotherium* din America de Nord. Un fapt aproape sigur este însă acela că hyracoideele au origine africană.

Ordinul Sirenia

Sirenienii reprezintă un mic grup de mamifere acvatice care, ca şi cetaceele, nu ies pe uscat. Ele trăiesc în zonele litorale ale mărilor sau în estuarele unor fluvii. Corpul este fusiform, fără un gât pronunţat, şi terminat printr-o coadă lată sau bilobată, dispusă în plan orizontal, ca la cetacee. Oasele scheletului sunt masive, puternic îngroşate (pahiostoză). Centura pelviană se reduce tot mai mult în evoluţie (Fig. 276-C). Membrele anterioare sunt transformate în palete înotătoare iar cele posterioare sunt regresate la genurile vechi şi dispărute la cele mai noi. Craniul este masiv, cu arcade temporale

puternice. Oasele nazale sunt rudimentare sau complet dispărute iar deschiderea nazală este situată superior. La toți sirenienii moderni, premaxilarul și extremitatea fălcii inferioare sunt curbate în jos. Dentiția este monofiodontă și adaptată unui regim erbivor, bazat pe alge. La formele vechi, din Eocen, există un număr mare de dinți, în timp ce la cele mai recente dinții anteriori (incisivi, canini), uneori și dinții posteriori (premolari și molari), sunt rudimentari sau lipsesc (caz în care există plăci masticatoare cornoase pe premaxilare și pe simfiza mandibulară). Premolarii și molarii sunt brevidonți și prevăzuți cu două creste transversale.

Sirenienii apar în stare fosilă începând cu Eocenul inferior din Europa Centrală. Genurile eocene (*Prorastomus, Protosiren,* Fig. 276-A) prezintă un număr mare de dinți în cadrul formulei dentare: 3/3 I, 1/1 C, 5/5 Pm, 3/3 M. De remarcat este faptul că se păstrează cel de al cincilea premolar care a dispărut la toate celelalte grupe post-cretacice de placentare.

Halitherium (Fig. 276-B) (Oligocen inferior-Miocen). A cunoscut o mare răspândire, din Europa până în Madagascar. Bazinul este rudimentar iar membrele posterioare absente. Scheletul măsoară 2,50 m lungime.

Hydrodamalis (Miocen superior-Actual) sau „vaca de mare", era o formă adaptată la apele reci ale Pacificului de Nord ce atingea 9 m lungime. Dinții posteriori ca și falangele membrelor anterioare au dispărut. A fost exterminată de om, ultimul exemplar fiind ucis în anul 1768.

În fauna actuală supraviețuiesc puține specii din genurile *Trichechus* (lamantinul), o formă marină și dulcicolă, și *Dugong* (dugongul) (Fig. 276-D), formă marină.

În ceea ce privește relațiile filogenetice, mult timp s-a crezut că sirenienii prezintă afinități cu proboscidienii și embrithopodele, dar dovezile disponibile nu sunt prea convingătoare. În afară de natura primitivă a craniului, care prezintă asemănări generale cu condylarthrele, primele sirenide nu prezintă nici o trăsătură care să demonstreze relațiile specifice cu alte ordine de placentare. Dinții posteriori sunt bilofodonți, ca și la primii proboscidieni, dar această trăsătură a evoluat separat, la mai multe alte ordine. La unele genuri, prima pereche de incisivi superiori se transformă în colți, în timp ce la proboscidieni colții provin din a doua pereche de incisivi. Păstrarea celui de al cincilea premolar la toate speciile eocene de sirenieni sugerează posibilitatea ca aceștia să fi derivat dintr-un stoc foarte primitiv de euterieni de la sfârșitul Cretacicului sau începutul Terțiarului, fără a păstra strânse afinități cu alte ordine evoluate de mamifere.

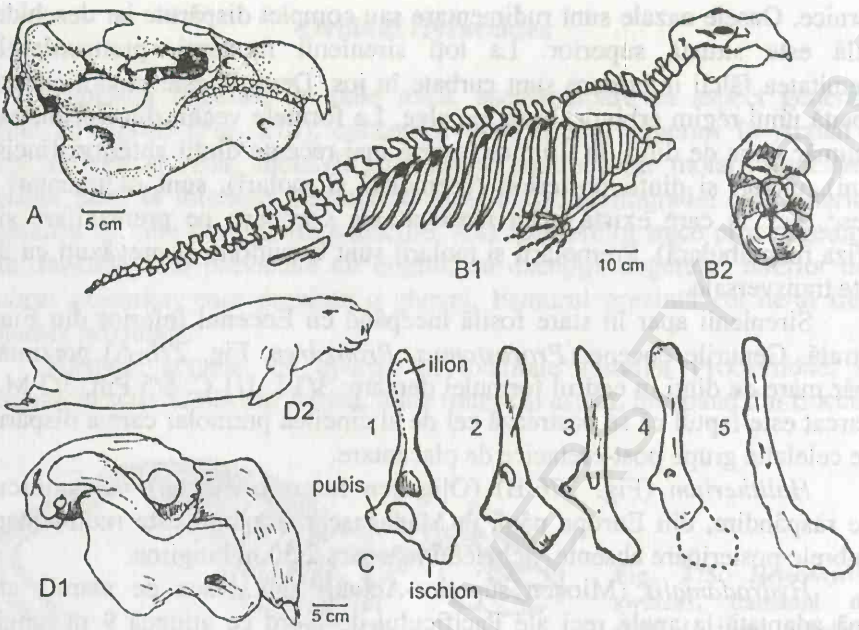


Fig. 276. Sirenia. A – *Protosiren*, Eocen mediu – craniul în vedere laterală; B – *Halitherium*, Oligocen superior – scheletul reconstituit (B1) şi molar inferior (B2); C – reducerea progresivă a bazinului la sirenieni în cursul evoluţiei: 1 – *Eotherium* (Eocen mediu); 2 – *Eosiren* (Eocen superior); 3 – *Halitherium* (Oligocen); 4 – *Metaxytherium* (Miocen-Pliocen); 5 – *Halicore* (Actual); D – dugongul actual (*Halicore*) – craniul (D1) şi aspectul corpului pentru a sugera morfologia sirenienilor fosili (A după Sickenberg, din A. S. Romer, 1966; B-D din L. Moret, 1940).

Ordinul Desmostylia

Cuprinde un grup de copitate cu adaptări la viaţa marină litorală, cunoscute din intervalul Oligocen superior-Pliocen inferior, de pe coastele Pacificului de Nord.

Palaeoparadoxia (Fig. 277-A) (Miocen-Pliocen inferior) are corpul masiv, cu membrele bine dezvoltate dar autopodul transformat în paletă înotătoare. Fălcile sunt alungite, cu incisivii alungiţi; înaintea dinţilor posteriori se întinde o lungă diastemă în mod asemănător cu cea a proboscidienilor primitivi. Molarii sunt formaţi dintr-un ansamblu de mici coloane cilindrice (în număr de 8 la molarii superiori) separate prin ciment şi formate dintr-un strat gros de smalţ care acoperă dentina (Fig. 277-B). Aşa după cum sugerează

numele, anatomia inedită şi aspectul bizar al acestor animale reflectă o încercare nereuşită de adaptare la viaţa acvatică.

Se crede că desmostylienii erau erbivore amfibii care se hrăneau cu alge marine.

Desmostylienii ar avea o origine comună cu cea a proboscidienilor, din grupul condylarthrelor de tip *Minchenella*. Faptul că la unele genuri dinţii canini se dezvoltă ca nişte colţi exclude însă legătura cu proboscidienii.

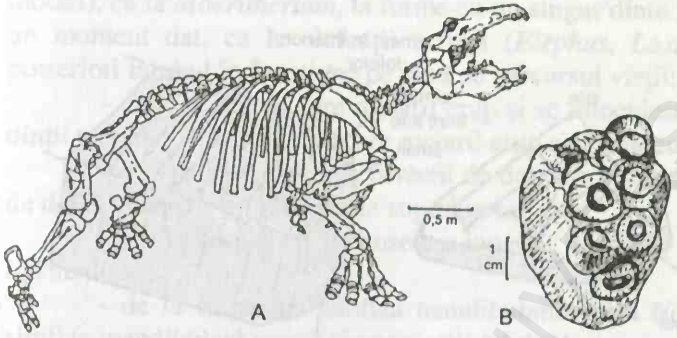


Fig. 277. Desmostylia. A – *Palaeoparadoxia*, (Miocen-Pliocen inferior) – scheletul reconstituit; B – molar superior stâng de *Desmostylus*, Miocen (A după R. Carroll, 1988; B după Hay, din J. Piveteau, 1958).

Ordinul Proboscidea

Cuprinde elefanţii din fauna actuală, reprezentaţi numai prin două specii (*Elephas indicus* şi *Loxodonta africana*), împreună cu toate formele fosile ataşate la acest ordin. Proboscidienii sunt ungulate de talie mare sau foarte mare, cu corpul masiv şi membre columnare, pentadactile, cu simetrie mezaxonă. Oasele carpiene şi cele tarsiene au dispoziţie seriată. Craniul este voluminos, înalt, cu porţiunea facială scurtată progresiv pe parcursul evoluţiei. Regiunea frontală a craniului este bine dezvoltată (creierul fiind foarte dezvoltat). Oasele craniene sunt prevăzute cu sinusuri mari, pline cu aer, uşurând astfel greutatea capului. Orbitele sunt deschise posterior. Deschiderea nazală, largă, este corelată cu dezvoltarea unei trompe (proboscis) – organ musculos caracteristic proboscidienilor. Trompa provine din alungirea exagerată şi fuziunea părţii exterioare a nasului şi buzei superioare.

Dentiţia se caracterizează prin reducerea treptată a numărului de incisivi şi transformarea celor rămaşi în defense cu creştere continuă; caninii dispar, între incisivi şi primul premolar fiind o diastemă. Dinţii jugali trec de la starea brevidontă şi bunodontă la cea hipsodontă şi lofodontă. Premolarii (consideraţi ca fiind primii trei-patru molari de lapte – Ml) şi molarii (trei la număr) sunt de

talie foarte mare şi apar succesiv, înlocuindu-se dinapoi înainte, astfel că doar unul singur este în întregime funcţional la elefantul actual. Defensele sunt reprezentate de incisivii superiori (al doilea incisiv din faţă), uneori şi/sau de incisivii inferiori, care au creştere continuă, putând depăşi 3 m lungime; ele sunt alcătuite din dentină (ivoriu sau „fildeş") cu structură compactă, acoperită de ciment pe o anumită lungime. La indivizii tineri de elefant, între dentină şi ciment există un strat de smalţ. La elefanţi, mandibula se mişcă, în sens antero-posterior.

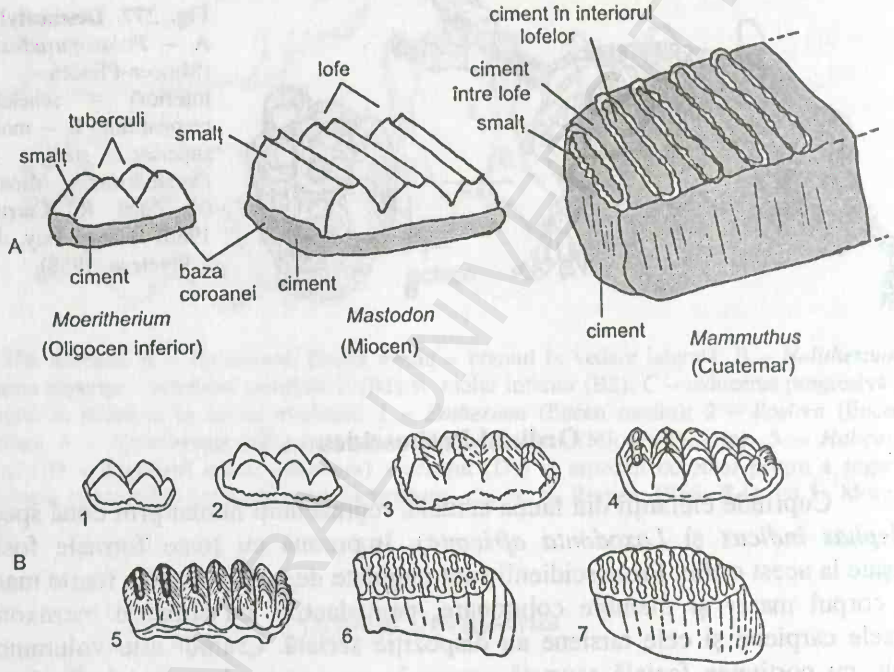


Fig. 278. Proboscidea. A – schemă ilustrând alungirea progresivă a dintelui, extinderea cimentului pe suprafaţa coroanei dentare şi pătrunderea acestuia în spaţiul dintre lofe; B – evoluţia morfologiei molarilor la proboscidieni: 1 – *Moeritherium*, Eocen superior; 2 – *Palaeomastodon*, Oligocen inferior; 3 – *Gomphotherium (Trilophodon)*, Miocen; 4 – *Pentalophodon*; 5 – *Stegodon*; 6 – *Mammuthus meridionalis*; 7 – *Mammuthus primigenius*, Pleistocen superior (B după V. Barbu, 1968).

Evoluţia proboscidienilor, iniţiată la începutul Eocenului (acum circa 55 milioane ani), a cuprins transformări în următoarele direcţii principale:

- de la forme de talie mică, cu craniu alungit şi puţin înalt, la forme de talie din ce în ce mai mare, cu craniu înalt şi scurt;

- de la forme fără defense, fără trompă, cu dentiție bunodontă și brevidontă și cu regim alimentar frugicol, la forme cu defense din ce în ce mai mari, trompă bine dezvoltată, dentiție lofodontă, brevidontă și apoi hipsodontă (Fig- 278-B), și hrănirea cu ierburi și frunze;

- de la molari cu lofe puține și neacoperite de smalț (aceștia fiind brevidonți) la molari cu multe lofe, cu ciment dispus atât între lofe cât și în interiorul lofei (caz în care sunt hipsodonți) (Fig. 278-A);

- de la forme cu șase dinți posteriori funcționali (trei premolari și trei molari), ca la *Moeritherium*, la forme cu un singur dinte funcțional (un molar) la un moment dat, ca la elefanții actuali (*Elephas*, *Loxodonta*), cei șase dinți posteriori intrând în funcțiune pe rând pe parcursul vieții;

- de la forme la care molarii erup și se înlocuiesc pe verticală (ca la toți dinții tecodonți), la forme la care molarii erup și se înlocuiesc pe orizontală;

- de la forme cu două perechi de defense la forme cu o singură pereche de defense situată pe maxilarele superioare;

- de la forme cu defensele acoperite de smalț la forme cu defensele lipsite de smalț;

- de la forme cu simfiza mandibulară lungă (*longirostri*) la forme cu simfiza mandibulară scurtă (*brevirostri*).

Precizări asupra clasificării proboscidienilor. Toate genurile cuprinse între nivelul de evoluție al lui *Moeritherium* și Elephantidae sunt numite, în sens larg, *mastodonți* (desigur cu excepția deinotherilor). Mastodonții au fost clasificați, în special după structura dinților, în serii morfologice care nu mai corespund cu ultimele date privind filogenia lor. În diferite lucrări de sinteză (Carroll, 1988; Benton, 2000), mastodonții zygolophodonți au fost incluși în familia Mammutidae Cabrera, 1929 al cărui tip este *Mammut* Blumenbach, 1799 (= *Mastodon* Cuvier, 1817), cu molari trilofodonți. Din familia Mammutidae se pare că s-a desprins familia Stegomastodontidae, familie ce părea, datorită numărului mare de lame ale molarilor (5-11 chiar 9-15 lame pe un molar), că premerge elefantidelor. Dar, avându-se în vedere că aceste două familii au conservat un model primitiv de erupție a molarilor (nu se înlocuiesc pe orizontală ca la Elephantidae ci pe verticală), s-a considerat că au urmat o evoluție paralelă și închisă alături de mastodonții gomphotheri care au dat naștere elefantidelor. Ca urmare, familiile Mammutidae (= Mastodontidae Girard, 1852) și Stegodontidae au fost clasificate, de unii autori (conform cu Carroll, 1988), împreună într-un subordin aparte – *Mammutoidea*. Mastodonții tetralofodonți și cei pentalofodonți au rămas incluși în familia Gomphotheriidae, alături de cei mai primitivi mastodonți. Această stare a lucrurilor creează mai multe inconveniențe de ordin științific (sistematic) și didactic:

- dacă evoluția conservatoare a mammutidelor (= mastodontide) necesită separarea acestora într-un subordin independent, atunci unde trebuie situați paleomastodonții care sunt la egală distanță atât de mammutide (= mastodontide), cât și de elefantoidee (ceilalți mastodonți plus elefanții)? În cazul în care un grup de origine (ca exemplu paleomastodonții) inițiază două direcții de evoluție, una progresivă (gomphotherii) și alta conservatoare (zygolophodonții), clasificarea grupului de origine într-un taxon superior împreună cu unul sau altul din grupurile descendente considerăm că poate fi subiectivă. În acest caz, grupul de origine ar trebui să reprezinte un taxon de sine stătător, nefiind atașat unei direcții sau alteia de evoluție. Mai mult, dacă o direcție de

evoluție este conservatoare, ar exista motive ca grupul de origine să rămână legat de descendenții care păstrează caractere primitive – în cazul de față, paleomastodonții să fie atașați zygolophodonților (adică invers cum este dată clasificarea în unelele lucrări recente).

- denumirea de *Mammut* dată de Blumenbach în 1799, care desemnează un mastodont, corespunde cu termenul *mamut* care, la diferite popoare europene (germană, italiană, spaniolă – *mammut*; franceză – *mammouth*; engleză – *mammont*), se referă la elefantul fosil cel mai cunoscut. Ulterior sistematicienii au impus pentru acest elefant fosil denumirea *Mammuthus* Blumenbach, 1799, cu recomandarea ca termenul *Mammut* să fie privit ca sinonimul unui termen mai vechi *Ohio-incognitum* Blumenbach (1797). Este o incomoditate didactică de a explica faptul că există un mamut mastodont (*Mammut*) și un mamut – mamut (*Mammuthus*).

Se impune, de asemenea, evitarea acelor termeni care pot induce un grad de confuzie în caracterizarea dentiției jugale de la proboscidieni (Colette Dechaseaux în J. Piveteau, 1958; Pearson, 1964, și alte referințe). Astfel, mastodonții numiți „trilofodonți", „tetralofodonți" și „pentalofodonți" au, de fapt, dentiție bunodontă, cu tuberculii dispuși în număr de trei, patru, respectiv cinci serii transversale. În aceste cazuri, termenul de *lofă* (gr. *lophos* – creastă) desemnează nu o creastă rezultată din contopirea tuberculilor din cadrul unei serii, ci o *serie* de tuberculi bine delimitați. De exemplu, *Trilophodon* Falconer et Cautley, 1857, are dentiție bunodontă și nu trilofodontă, cu tuberculii dispuși în trei serii transversale și necontopiți între ei. În consecință, în cele ce urmează vom folosi termenii de *triseriați* în loc de trilofodonți, *tetraseriați* în loc de tetralofodonți și *pentaseriați* în loc de pentalofodonți. Pentru dentiția cu adevărat lofodontă, aceeași literatură utilizează termenul de *zigolofodontă* (gr. *zygon* – jug, cuplu) pentru a face distincția de dentiția „lofodontă cu tuberculi bunodonți"! De asemenea, se constată că se utilizează termenul de „lamă" atât pentru a desemna lofa (creasta), cât și seria de tuberculi de la dinții bunodonți. Noi vom utiliza termenul de *lamă* numai cu înțeles de lofă, chiar dacă prin eroziune o serie de tuberculi independenți poate lua aspect de lamă. Clasificarea adoptată în această lucrare, prezentată mai jos, ține cont de principalele orientări din literatura recentă de specialitate.

Ordinul Proboscidea

1. Subordinul Moeritherioidea (Eocen mediu-Oligocen inferior);
- Familia Anthracobunidae;
- Familia Moeritheriidae;

2. Subordinul Barytherioidea (Eocen superior);
- Familia Barytheriidae;

3. Subordinul Deinotherioidea (Miocen inferior-Pleistocen mediu);
- Familia Deinotheriidae;

4. Subordinul Elephantoidea (?Eocen superior-Oligocen inferior-Actual);
- Familia Gomphotheriidae: Subfamiliile Gomphoteriinae, Tetralophodontinae, Pentalophodontinae;
- Familia Mastodontidae (=Mammutidae);
- Familia Stegodontidae;
- Familia Elephantidae: Subfamiliile Stegotetrabelodontinae, Elephantinae.

În cadrul Subordinului Elephantoidea, Familia Gomphotheriidae include mastodonții bunodonți triseriați, tetraseriați și pentaseriați, iar Familiile Mastodontidae și Stegodontidae pe cei lofodonți („zigolofodonți"). Familiile Stegodontidae și Elephantidae sunt ramuri derivate, ca și Familia Mastodontidae, din marele grup al gomphotherilor. În unele clasificări familiile Stegodontidae și Mastodontidae (= Mammutidae) sunt separate într-un subordin aparte – Mammutoidea – iar restul elefantoideelor (Familiile Gomphotheriidae și Elephantidae) sunt grupate în Subordinul Gomphotherioidea.

Subordinul Moeritherioidea. Genul reprezentativ pentru acest grup de proboscidieni primitivi este *Moeritherium* (Familia Moeritheriidae), semnalat în Eocenul superior şi Oligocenul inferior din Egipt. Acesta era de talie mică (apropiată de cea a unui porc), cu membrele relativ suplu construite; craniul (Fig. 279-A) este alungit, cu unghiul facial mic şi arcadele zigomatice puternice; orbitele sunt situate mai în faţă comparativ cu proboscidienii moderni. Oasele craniene nu erau pneumatice. Deschiderea nazală este uşor lărgită şi deplasată posterior, ceea ce sugerează că regiunea nasului avea o mobilitate deosebită (exista eventual o mică trompă). Simfiza mandibulară prezintă tendinţa de alungire.

Dentiţia este incompletă şi în întregime funcţională (3/2 I, 1/0 C, 3/3 Pm, 3/3 M). Perechea a doua de incisivi de pe ambele maxilare este mai dezvoltată, prefigurând nişte mici defense. Caninul de pe maxilarul superior, singurul prezent, este redus. Molarii au coroana joasă şi prezintă patru tuberculi care, prin uzură, formau două creste transversale (Fig. 278-A, B1, Fig. 279-B).

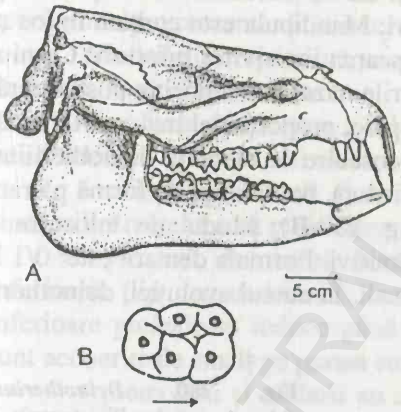


Fig. 279. *Moeritherium*, Eocen superior-Oligocen inferior; A – craniul în vedere laterală; B – molar superior (M^3) (după Andrews, 1906, din R. Carroll, 1988).

Moeritherium ducea o viaţă amfibie, asemenea hipopotamilor, după cum sugerează slaba dezvoltare a centurii pelviene şi faptul că resturile sale provin din depozite deltaice.

Moeritherium nu este strămoşul direct al proboscidienilor; el este prea tardiv şi specializat şi probabil era un relict al unui stadiu incipient al evoluţiei proboscidienilor.

Cel mai vechi proboscidian cunoscut datează din Eocenul inferior din sudul Algeriei şi nu a primit încă o denumire ştiinţifică (Mahboubi, Ameur, Crochet & Jaeger, 1984). Craniul acestuia prezintă un profil înalt, specific proboscidienilor; deschiderea nazală are o poziţie posterioară, indicând iniţierea unei mici trompe, iar al doilea incisiv superior este mărit. Caninii superiori sunt reduşi şi separaţi de premolari printr-o diastemă lungă; primul premolar a dispărut. Molarii se caracterizează prin două lofe transversale bine dezvoltate. Al doilea incisiv inferior este considerabil mărit, spatulat şi orientat orizontal. Al treilea incisiv inferior este redus iar caninul a dispărut. Oasele craniului sunt deja pneumatizate. Deşi avea numai 1 m lungime, scheletul postcranian prezintă adaptari pentru susţinerea unui corp

greu, asemenea proboscidienilor târzii. Membrele anterioare sunt deosebit de robuste. Femurul este mai lung decât humerusul şi mult mai lung decât tibia. Astragalul şi calcaneul sunt foarte asemănătoare cu cele ale proboscidienilor din Eocenul superior şi Oligocenul superior.

Singura trăsătură care pare a îndepărta acest gen de obârşia directă a proboscidienilor târzii este prezenţa unei fose submaxilare adânci, care nu este semnalată la nici un alt reprezentant timpuriu al proboscidienilor.

În acest subordin sunt încadrate şi genurile Familiei Anthracobunidae, care aveau molarii asemănători cu cei de *Moeritherium,* dar caninii erau mari iar incisivii nespecializaţi. Ca şi *Moeritherium* şi restul proboscidienilor, anthracobunidele provin din condylarthre phenacolophide de tip *Minchenella,* care au trăit în Paleocenul superior. Anthracobunidele, cunoscute numai din Eocenul Asiei de Sud, reprezintă o linie închisă în evoluţia ungulatelor.

Subordinul Deinotherioidea. Cuprinde proboscidieni asemănători elefanţilor ca talie şi structură a membrelor. Ei se deosebesc de toţi ceilalţi proboscidieni prin absenţa incisivilor superiori. Mandibula este curbată în jos şi prezintă două defense recurbate, formate pe seama incisivilor inferiori. Craniul este mai puţin înalt decât la elefanţi; deschiderile nazale au o poziţie posterioară, ceea ce indică existenţa unei trompe (dar, se pare, proporţional mai scurtă decât trompa elefanţilor) (Fig. 280-A şi C). Spre deosebire de elefanţi, deinotherii au molarii bilofodonţi (asemănători cu cei ai tapirilor), brevidonţi, de formă pătrată şi acoperiţi de smalţ, nu şi de ciment (Fig. 280-B). Modul de înlocuire a molarilor era vertical, ca la proboscidienii primitivi. Formula dentară este: 0/1 I, 0/0 C, 2/2 Pm, 3/3 M, toţi dinţii fiind funcţionali. În cursul evoluţiei, deinotherii au manifestat tentinţa de creştere a taliei.

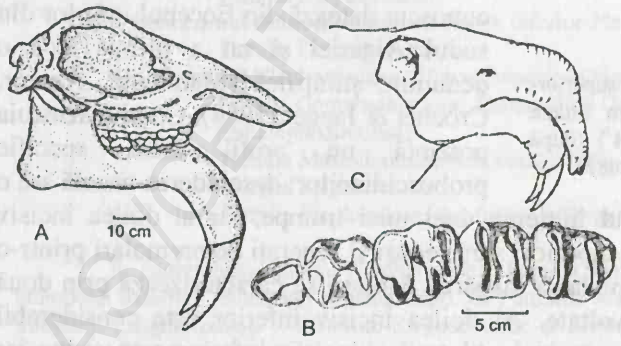


Fig. 280. *Deinotherium* (Miocen inferior-Pleistocen): A – craniul în vedere laterală; B – premolarii şi molarii inferiori dreapta de *D. intermedium*; C – reconstituirea capului şi a trompei (A după Harris, 1978, din R. Carroll, 1988; B – după Blainville, din C. Dechaseaux, în J. Piveteau, 1958; C după L. Moret, 1940).

Deinotherium este singur gen cunoscut din acest grup de proboscidieni. A trăit în Africa în intervalul Miocen inferior-Pleistocen şi în Europa şi Asia, în

întregul Miocen. Specia cea mai mare, *D. gigantissimum*, a fost descoperită de profesorul Gr. Ştefănescu în depozite ale Pliocenului inferior de la Mânzaţi (Vaslui). Exemplarul are peste 5 m lungime şi 4,50 m înălţime (3,90 m înălţime la greabăn) şi este expus la Muzeul de Istorie Naturală din Bucureşti.

Originea deinotheriilor nu este suficient lămurită. Primele forme, cunoscute în Africa, nu sunt mai vechi de Miocenul inferior iar din Oligocen nu este cunoscut nici un posibil strămoş al acestor proboscidieni. Se constată o asemănare a dinţilor posteriori (bilofodonţi) de la deinotheri cu cei de *Barytherium,* cunoscut din Eocenul superior al Africii de Nord, acest din urmă gen fiind inclus în Subordinul Barytherioidea din Ordinul Proboscidea. Baritherii şi deinotherii s-au desprins din stocul proboscidienilor ancestrali de tip *Moeritherium*, înainte de linia care duce la primii mastodonţi (*Palaeomastodon*) (Fig. 287).

Subordinul Elephantoidea. Cuprinde mastodonţii şi elefanţii, proboscidieni care au vieţuit din Oligocenul inferior până în Pleistocen, având cei mai mulţi reprezentanţi în intervalul Miocen-Pleistocen.

Mastodonţii reprezintă un grup destul de heterogen, dar prezintă o serie de trăsături generale comune:

- tendinţa de creştere a taliei, în evoluţie, care variază de la cea a unui pui de elefant, la cea a unui elefant adult actual;
- craniu puţin înalt şi corp, proporţional, mai lung decât la elefanţi; sinusurile craniene sunt puţin dezvoltate;
- prezintă, de obicei, două perechi de defense, una superioară şi alta inferioară (tip *tetrabelodont*); acestea sunt drepte, inegal dezvoltate, cele inferioare putându-se reduce până la dispariţie (la tipul *dibelodont*); defensele sunt acoperite de smalţ pe partea superioară;
- premolarii şi molarii au coroana joasă de tip bunodont, bunolofodont sau lofodont, în ultimul caz cu un număr mic de lofe (3-5); aceşti dinţi sunt acoperiţi de smalţ şi sunt lipsiţi de ciment;

Mastodonţii au cunoscut o largă răspândire geografică, ocupând, până în Pliocen, toată Eurasia şi America de Nord iar în Pleistocen ajung în sudul Americii de Sud.

După caracterele dentiţiei (numărul seriilor de tuberculi sau al crestelor molarilor intermediari), mastodonţii sunt clasificaţi în trei familii: Gomphotheriidae, Mastodontidae şi Stegodontidae.

Familia Gomphotheriidae. Această familie cuprinde primele forme de elefantoidee, paleomastodonţii, alături de formele derivate. Dentiţia este în esenţă bunodontă, cu tuberculi dispuşi tri-, tetra- sau pentaseriat.

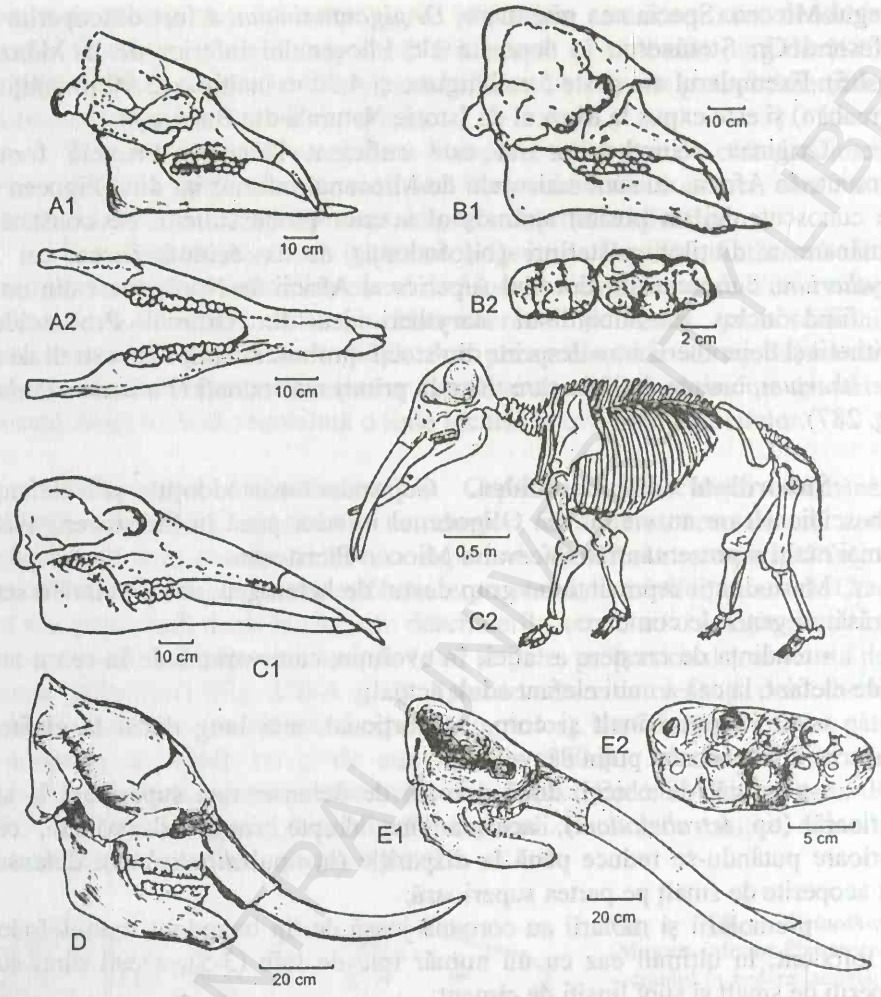


Fig. 281. Gomphotheriinae. A – *Palaeomastodon*, Eocen superior – craniul (A1) şi mandibula (A2); B – *Phiomia*, Oligocen – craniul (B1) şi ultimii molari inferiori; C – *Gomphotherium* (*Trilophodon*) *angustidens*, Miocen-Pliocen inferior: C1 – craniul văzut lateral; C2 – scheletul; D – *Stegomastodon texanus* (Pliocen superior), craniul văzut lateral; E – *Cuvieronius andinum* (Pleistocen): E1 – craniul; E2 – molar superior (M^6) (A şi B1 după Andrews, 1906, din R. Carroll, 1988; B2, D după Osborn, din J. Piveteau, 1955; C1 după Gaudry, din J. Piveteau, 1958; C2 după Andrews din A. S. Romer, 1959; E după Gregory, din J. Piveteau, 1958).

Subfamilia Gomphotheriinae. Molarii intermediari sunt înguşti şi prezintă trei serii a câte doi tuberculi dispuşi transversal. Defensele sunt acoperite cu un strat de smalţ. Au trăit în perioada Oligocen inferior-Pleistocen.

După lungimea simfizei mandibulare, gomphotheriinele se împart în două tipuri: *logirostri* şi *brevirostri.*

Tipul longirostri. Este reprezentat prin mastodonţi la care simfiza mandibulară este lungă. Cele mai importante genuri sunt: *Palaeomastodon, Phiomia* şi *Gomphotherium.*

Palaeomastodon (Fig. 281-A) (Oligocen inferior, El Fayoum – Egipt). Avea o talie mult mai mare decât *Moeritherium,* ajungând la înălţimea de 2,32 m; gâtul era destul de lung dar vertebrele cervicale posterioare au început deja să se scurteze. Maxilarele sunt mult alungite, mai ales cel inferior (cu o simfiză mandibulară alungită), iar înălţimea craniului a crescut considerabil; deschiderea nazală este deplasată şi mai mult posterior, ceea ce sugerează prezenţa unei trompe, mici încă. Dentiţia (1/1 I, 0/0 C, 3/2 Pm, 3/3 M) a suferit, în continuare, modificări: numărul incisivilor se reduce la o pereche de incisivi superiori, cu aspect de colţi, şi o pereche de incisivi inferiori, spatulaţi, transformaţi în defense destul de mari. Caninii au dispărut complet. În ceea ce priveşte premolarii, paleomastodonţii aveau cu unul mai puţin pe falca inferioară decât *Moeritherium*; molarii de lapte (premolarii) erau înlocuiţi cu cei definitivi iar aceştia din urmă, împreună cu molarii propriu-zişi, erau cu toţii funcţionali. Molarii au câte şase tuberculi care tind să formeze trei creste transversale (Fig. 278-B2). Între tuberculii principali ai fiecărei serii de tuberculi, apar tuberculi intermediari.

Phiomia (Fig. 281-B) (Oligocen inferior, El Fayoum – Egipt). Este un gen foarte apropiat de genul precedent de care se deosebeşte prin craniul mai înalt posterior, frontalele mai reduse în raport cu parietalele, apariţia de sinusuri pneumatice; în şanţurile mediane dintre lame apar tuberculi accesorii. *P. osborni* atingea 1,40 m înălţime la greabăn.

Gomphotherium (Fig. 281-C) (Miocen inferior-Pliocen inferior). Acest gen include, în sens larg, şi genurile *Trilophodon* şi *Tetrabelodon.* Craniul este alungit, cu falca inferioară mult alungită (1,50 m) cu o simfiză mandibulară foarte lungă (83 cm la *G. angustidens*). Prezintă patru defense (tip tetrabelodont) drepte pe ambele maxilare, cele superioare fiind mai alungite. Defensele superioare prezintă o bandă mare de smalţ. Incisivii inferiori sunt întotdeauna lipsiţi de smalţ. Molarii (Fig. 278-B3), lipsiţi de ciment, posedă pe lângă tuberculii principali şi tuberculi mai mici, accesorii, în intervalele dintre cei mari; prin uzură, aceştia se unesc cu tuberculii mari, rezultând o suprafaţă cu aspectul unei frunze de trifoi (Fig. 283-A).

Tipul brevirostri. Sunt mastodonţi cu simfiza mandibulară relativ scurtă. Aceştia provin din gomphotherii care se răspândesc, începând cu sfârşitul Miocenului inferior, în Europa şi Asia iar în Pliocenul inferior ajung în America

de Nord (prin zona actualei strâmtori Behring) de unde trec, în Pleistocen, în America de Sud.

Stegomastodon (Fig. 281-D) (Pliocen superior-Pleistocen, America de Nord; Pleistocen, America de Sud), de 2,70 m înălţime la greabăn, se caracterizează prin schelet mai alungit, simfiza mandibulară scurtă, fruntea convexă, occipitalele mai înălţate decât la *Gomphotherium*. Defensele puteau atinge lungimea de 2,40 m; ele sunt lipsite de smalţ. Numărul seriilor de tuberculi ai ultimilor molari variază de la patru la şapte.

Cuvieronius (Fig. 281-E) (Pleistocen, America de Sud). Acesta se apropia de aspectul elefanţilor, prin pierderea defenselor inferioare, alungirea molarilor şi creşterea înălţimii craniului; defensele superioare, cu secţiune circulară, ating 2 m lungime; ele erau acoperite cu o bandă de smalţ. Defensele inferioare sunt scurte (până la 25 de centimetri). Aceşti mastodonţi erau de talie mai mică (2,20 m înălţime la greabăn) şi trăiau în zone montane, resturi ale lor fiind găsite pe platouri cu altitudinea de 3800 m (Bolivia) sau 4000 m (Peru).

Subfamilia Tetralophodontinae. Aici sunt cuprinşi mastodonţii cu tuberculi dispuşi tetraseriat pe molarii intermediari.

Mastodonţii tetralofodonţi sunt de două tipuri: *longirostri* şi *brevirostri.*

Tipul longirostri. Simfiza mandibulară lungă (dar mai scurtă decât la formele trilofodonte de acelaşi tip) iar tuberculii din cadrul celor patru creste sunt dispuşi în şir; există şi tuberculi accesorii în văile dintre seriile de tuberculi. Defensele sunt aproape drepte, fiind puţin curbate în jos şi spre exterior.

Tetralophodon longirostris din Pliocen (Ponţian). Avea defensele superioare bine dezvoltate, prevăzute cu o bandă mare de smalţ şi cu secţiune subcirculară; cele inferioare sunt mici şi cu secţiune ovală (Fig. 282-A). Această specie intră în complexul faunei cu *Hipparion,* cunoscută şi în ţara noastră. Dacă molarii intermediari prezintă cele patru serii de tuberculi caracteristice, molarii posteriori ajung să poarte cinci, şase, şapte sau opt serii (cu un talon posterior). Văile dintre seriile de tuberculi sunt parţial acoperite de ciment.

Platybelodon (Fig. 282-B). A fost un mastodont aberant, care a trăit în Miocenul inferior din Africa şi Miocenul superior din Asia şi Europa. Craniul este alungit, cu extremitatea fălcilor lată şi aplatizată. Defensele superioare, scurte şi ascuţite, erau orientate în jos. Maxilarul inferior este îngust posterior, apoi se lăţeşte anterior, în formă de lopată; el poartă doi incisivi mari şi turtiţi, cu marginea anterioară tăioasă. Animalul nu prezenta o trompă veritabilă, ci, probabil, o buză superioară musculoasă, care nu depăşea anterior defensele inferioare. Se crede că *Platybelodon* frecventa malul lacurilor şi mlaştinile, unde „racla" cu ajutorul incisivilor inferiori plaţi, plantele acvatice sau rădăcinile altor plante. O formă asemănătoare, *Amebelodon*, este cunoscută din Miocenul superior al Americii de Nord (Fig. 282-C).

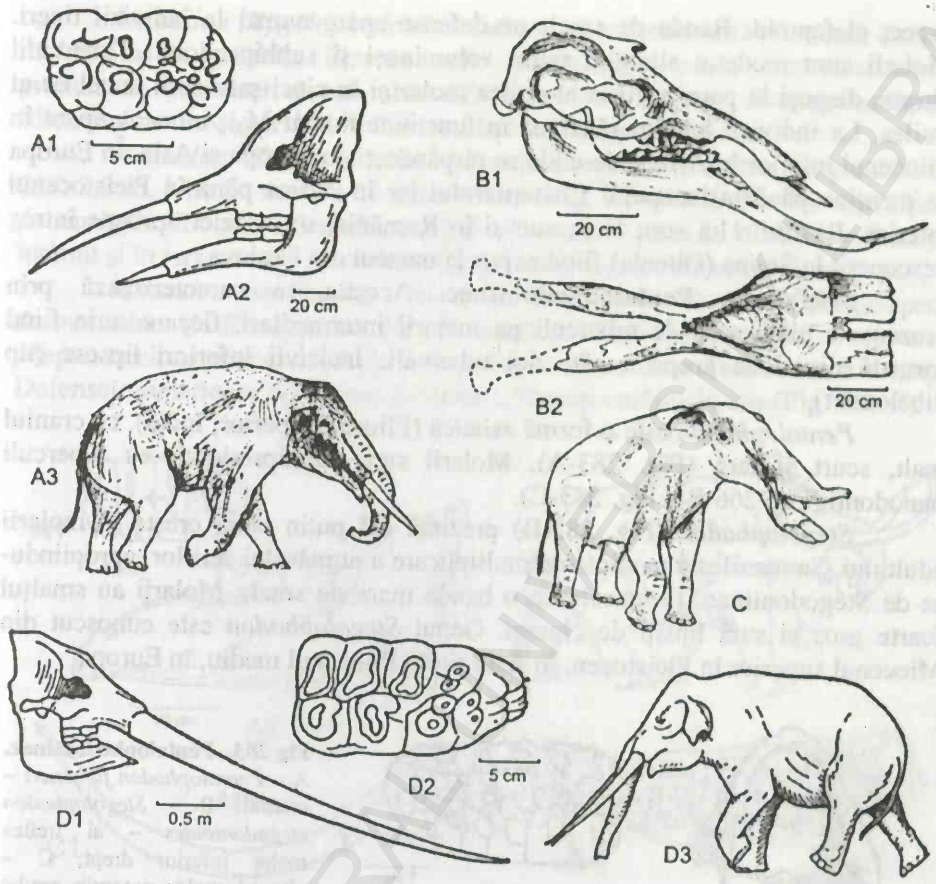


Fig. 282. Tetralophodontinae. A – *Tetralophodon longirostris*, Miocen superior-Pliocen superior: A1 – molar văzut dinspre suprafaţa ocluzală şi lateral; A2 – craniu văzut lateral; A3 – aspectul corpului reconstituit; B – *Platybelodon grangeri*, Miocen: B1 – craniul unui individ femel; B2 – mandibula unui individ mascul văzută dorsal; C – *Amebelodon* (reconstituirea corpului); D – *Anancus arvernensis*: D1 – craniul; D2 – molar; D3 – aspectul corpului reconstituit; (A1-A2, C după D. Norman, 1994; D1-D3 după E. Saulea, 1967; A3 după L. Davitaşvili, 1956; B1-B2 după Gregory, din J. Piveteau, 1958).

Tipul brevirostri. Mastodonţi cu simfiza mandibulară scurtă iar molarii prezintă tuberculii dispuşi altern.

Anancus arvernensis (Fig. 282-D). Prezintă numai defense superioare şi o simfiză mandibulară redusă, asemenea elefanţilor (fapt remarcat şi la *Cuvieronius* dintre mastodonţii trilofodonţi). Acesta a fost cel mai mare mastodont, atingând 2,95 m înălţime la greabăn; el a avut cele mai mari defense dintre mastodonţi, de 3 m lungime, curbate în sus şi spre exterior. Craniul are

aspect elefantoid. Banda de smalţ pe defense apare numai la indivizii tineri. Molarii sunt moderat alungiţi, puţin voluminoşi şi subhipsodonţi. Tuberculii alterni, dispuşi în patru serii la al doilea molar şi în cinci-şase serii la cel de al treilea. La indivizii bătrâni rămânea în funcţiune numai M_3. *Anancus* apare în Pliocenul inferior în Africa, de unde se răspândeşte în Europa şi Asia. În Europa se menţine până la începutul Cuaternarului iar în Africa până în Pleistocenul inferior. Resturile lui sunt frecvente şi în România, un schelet aproape întreg descoperit la Stoina (Oltenia) fiind expus la muzeul din Craiova.

Subfamilia Pentalophodontinae. Aceştia se caracterizează prin prezenţa a cinci serii de tuberculi pe molarii intermediari, fiecare serie fiind formată din două grupe a câte doi tuberculi. Incisivii inferiori lipsesc (tip dibelodont).

Pentalophodon este o formă asiatică (Pliocen superior, India), cu craniul înalt, scurt şi larg (Fig. 283-A). Molarii sunt subhipsodonţi, cu tuberculi bunodonţi (Fig. 266-B4, Fig. 283-C).

Stegolophodon (Fig. 283-B) prezintă cel puţin cinci creste la molarii adultului. Se manifestă tendinţa de multiplicare a numărului seriilor, apropiindu-se de Stegodontinae. Defensele cu o bandă mare de smalţ. Molarii au smalţul foarte gros şi sunt lipsiţi de ciment. Genul *Stegolophodon* este cunoscut din Miocenul superior în Pleistocen, în Asia şi din Pliocenul mediu, în Europa.

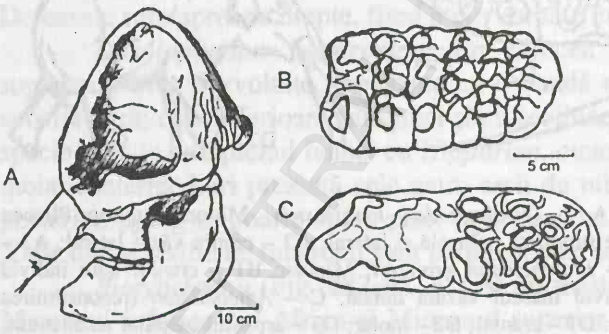


Fig 283. Pentalophodontinae. A – *Pentalophodon falconeri* – craniul; B – *Stegolophodon stegodontoides* – al treilea molar inferior drept; C – ultimul molar puternic erodat de *Pentalophodon falconeri* (A după Gaudry; B după Osborn; C după Falconer şi Cautley, după J. Piveteau, 1958).

Familia Mastodontidae (= Mammutidae). Cuprinde mastodonţi trilofodonţi ai căror molari au coroana mai largă, cei intermediari fiind prevăzuţi cu trei lofe (creste) transversale („zigolofodonţi"). Nu posedă tuberculi accesorii interlaminari iar prin uzură nu rezultă aspectul de frunză de trifoi.

Mastodon (Zygolophodon) turicensis era o formă tetrabelodontă de 2,60 m înălțime la greabăn. Fiecare molar prezintă trei creste transversale bine pronunțate, în cadrul cărora tuberculii se pot încă distinge. Este cunoscut din Miocenul mediu și persistă în Europa până în Pliocenul superior.

Mastodon (Zygolophodon) borsoni atingea o înălțime la greabăn de 2,50-3,0 m. Ultimii molarii au patru creste (Fig. 284-A). Defensele sunt lipsite de smalț. În Pliocen, a fost răspândit din Portugalia până în Urali. Este frecvent întâlnit și în țara noastră în sedimente pliocene (Argeș, Măluşteni, Baraolt etc.).

Mastodon americanus (Pleistocen, America de Nord) este ultima specie de mastodont (în Europa, mastodonții dispar la sfârșitul Pliocenului). Acesta era adaptat la clima rece cuaternară, având corpul acoperit cu o blană deasă și lungă. Defensele superioare erau lungi de circa 1,50 m și curbate în sus (Fig. 284-B).

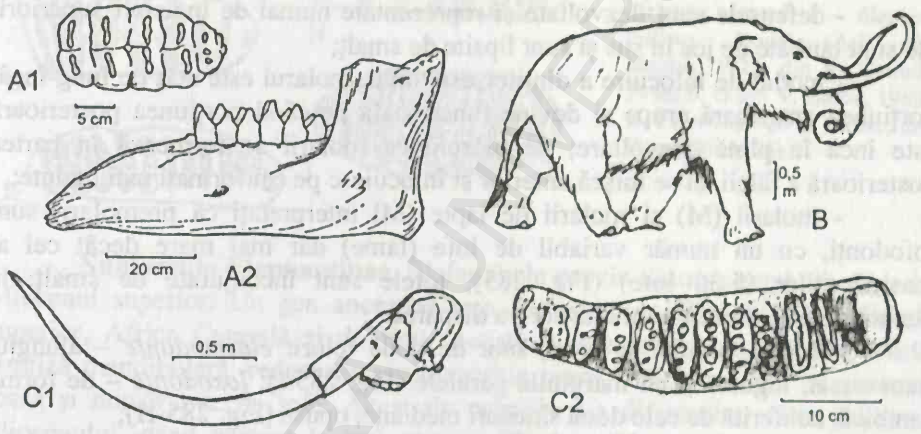


Fig. 284. Mastodontidae. A – *Mastodon* (=*Zygolophodon*) *borsoni* – mandibulă (A1) și molar (A2); B – *Mastodon americanus*, Pleistocen; **Stegodontidae.** C – *Stegodon ganesa* (Pliocen inferior-Pleistocen): C1 – craniul văzut lateral; C2 – molar inferior (M_3) de *S. insignis birmanicus* (A după E. Saulea, 1967; B după Osborn, din P. Grassé, 1965; C după Falconer și Cautley, din J. Piveteau, 1958).

Familia Stegodontidae. Sunt mastodonți cunoscuți din intervalul Miocen inferior-Pleistocen (Africa, Eurasia) care constituie un ram cu evoluție paralelă față de elefantide. Aceşti mastodonți se aseamănă cu elefantidele prin faptul că au pierdut defensele inferioare, simfiza mandibulară este mult scurtată iar molarii au capătat un aspect asemănător cu cel al elefanților prin creşterea numărului de lofe (5-11 la molarii intermediari și până la 15 la ultimii molari). Molarii sunt însă brevidonți sau subhipsodonți iar modul de înlocuire a lor a rămas cel primitiv (prin erupție verticală).

Stegodon (Pliocen inferior-Pleistocen, Africa; Pliocen superior-Pleistocen, Asia) se deosebeşte prin craniul scurt şi relativ scund (Fig. 284-C), molari brevidonţi sau subhipsodonţi, cu lofe de tip zigolofodont (Fig. 284-C2) şi ciment dezvoltat în spaţiile depresionare. Stegodonţii reprezintă o linie închisă a mastodonţilor, dar asemănarea lor cu elefanţii a sugerat şi o posibilă origine polifiletică a elefantidelor. Aşa cum s-a arătat mai sus, toată grupa zigolofodontă împreună cu stegodontidele formează în unele clasificări un subordin aparte.

Familia Elephantidae. Cuprinde elefanţii şi mamuţii, grup de proboscidieni care îşi face apariţia la sfârşitul Miocenului şi care a avut o mare răspândire în Pliocen şi Pleistocen. Ei se caracterizează prin următoarele trăsături:

- corp, nu cu mult mai lung decât înalt;
- craniul mai înalt şi mai scurt decât la mastodonţi;
- defensele sunt dezvoltate şi reprezentate numai de incisivii superiori; ele sunt curbate de jos în sus şi sunt lipsite de smalţ;
- modul de înlocuire a dinţilor este unic: molarul este atât de lung încât porţiunea anterioară erupe şi devine funcţională pe când porţiunea posterioară este încă în plină dezvoltare; pe măsură ce molarii se formează în partea posterioară a fălcii, ei se mişcă anterior şi înlocuiesc pe cei formaţi mai înainte;
- molarii (M) şi molarii de lapte (Ml interpretaţi ca premolari) sunt lofodonţi, cu un număr variabil de lofe (lame) dar mai mare decât cel al mastodonţilor (5-30 lofe) (Fig. 285); lofele sunt înconjurate de smalţ; la elefantide majoritatea premolarilor va dispărea.
- lofele, numite şi *lame*, sunt de două feluri: *elasmodonte* – alungite transversal, înguste şi cu marginile paralele (Fig. 285-I); *loxodonte* – de formă rombică, conferită de cele două sinusuri mediane, opuse (Fig. 285-H);
- molarii (M) şi premolarii (Ml) au coroana înaltă, cu ridicături (lofe) separate de văi adânci acoperite de smalţ. Coroana este acoperită cu ciment, care umple spaţiul dintre lofe şi interiorul lofelor;
- formula dentară este 1/0 I, 0/0 C, 3-4/3-4 Ml (Pm), 3/3 M.

Subfamilia Stegotetrabelodontinae. Această familie grupează primele genuri de elefantide. Premolarii sunt funcţionali, ca şi la ceilalţi proboscidieni. Dinţii jugali, caduci, au tendinţa de a deveni molariformi şi funcţionează pe rând, în ordinea dezvoltării lor. Numai o pereche şi jumătate de dinţi sunt funcţionali în acelaşi timp pe fălcile scurte.

Stegotetrabelodon (Fig. 285-B) (Miocen superior, Europa; Miocen superior-Pliocen mediu, Africa) are cinci-şase lame a câte doi tuberculi individualizaţi ce formau creste prin eroziune (model primitiv asemănător cu cel al gomphotherilor).

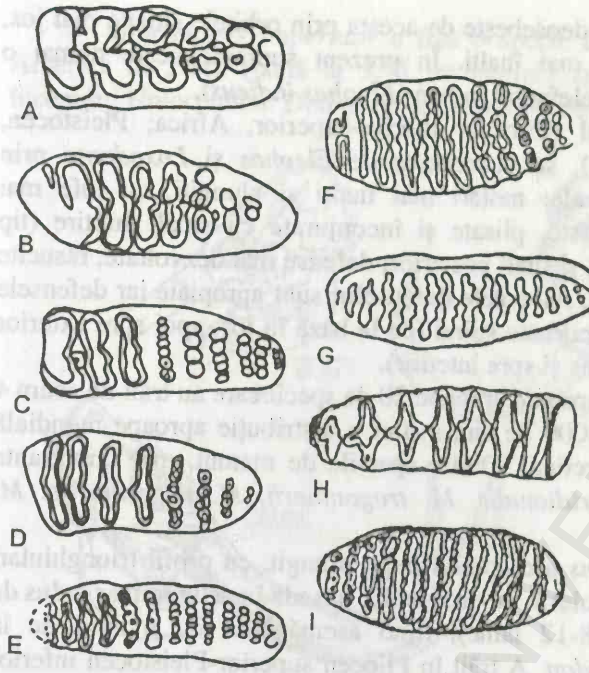


Fig. 285. Schimbări în morfologia molarilor la Elephantoidea. A – *Gomphotherium* (considerat la originea elefantoideelor) B – *Stegotetrabelodon*; C – *Primelephas*; D – *Mammuthus subplanifrons*; E – *Mammuthus africanavus*; F – *Mammuthus (Archidiskodon) meridionalis*, Pleistocen inferior; G – *Palaeoloxodon antiquus*, Pleistocen; H – *Loxodonta africana*, Actual; I – *Elephas indicus*, Actual (A-E din Maglio, 1973, din R. Carroll, 1988; F, G din V. Barbu, 1968; H, I din Haswell şi Parker, din Kowalski, 1976).

Subfamilia Elephantinae. Elefantinele provin dintre gomphotheriide în Miocenul superior. Un gen ancestral este *Primelephas* (Fig. 285-C) (Miocen superior, Africa Centrală şi de Est). Acesta se caracterizează printr-o scurtă simfiză mandibulară, reducerea sau dispariţia premolarilor, molarii cu coroana joasă şi număr mic de lofe. Acest tip primitiv s-a diferenţiat, către mijlocul Pliocenului, dând naştere la trei genuri: *Elephas, Mammuthus* şi *Loxodonta* (eventual şi *Palaeoloxodon*).

În lucrări mai vechi, în cadrul genului *Elephas* se includ două grupări de specii considerate subgenuri: *Mammuthus* şi *Palaeoloxodon*. Mai nou, *Mammuthus* este considerat un gen aparte de *Elephas* şi *Loxodonta*. Genul *Palaeoloxodon* este considerat fie gen de sine stătător dar apropiat de *Loxodonta*, fie asimilat genului *Loxodonta* (Todd şi Roth, 1996), fiind însă discutabil dacă asemănarea lofelor molarilor de *Palaeoloxodon* şi de *Loxodonta* dovedeşte o legătură de înrudire între aceste forme.

Elephas (Pliocen inferior-Pleistocen superior, Africa; Pleistocen-Actual, Asia; Pleistocen, Europa). Este un gen cu craniul înalt, rotunjit în partea posterioară, cu defensele, scurte şi îndreptate în jos. Molarii prezintă numeroase lofe cu marginile acoperite de smalţ şi uşor cutate (de tip elasmodont) (Fig. 285-I). *Elephas hysudricus,* din Pleistocenul inferior al Asiei, se aseamănă cu

elefantul indian actual, dar se deosebeşte de acesta prin orbitele situate mai jos, occiputul vertical şi molarii mai înalţi. În prezent supravieţuieşte numai o singură specie a acestui gen – elefantul indian (*Elephas indicus*).

Mammuthus, mamutul (Pliocen inferior-superior, Africa; Pleistocen, Europa şi America de Nord), se deosebeşte de *Elephas* şi *Loxodonta* prin următoarele caractere principale: molari mai înalţi şi alungiţi, cu lofe mai numeroase (până la 30) înguste, plisate şi înconjurate cu smalţ subţire (tip elasmodont); craniul mai scurt şi înalt posterior; defense mai dezvoltate, răsucite în spirală; greabănul mai înalt. Alveolele defenselor sunt apropiate iar defensele sunt foarte bine dezvoltate şi curbate spiral (de la bază în jos, apoi spre exterior în poziţie orizontală, apoi în sus şi spre interior).

Genul *Mammuthus* cuprinde aproape 20 de specii care au trăit de acum 4 milioane de ani până acum 4000 de ani, având o distribuţie aproape mondială (mai puţin Australia şi Antarctica). Dintre speciile de mamut, mai importante sunt: *M. planifrons, M. meridionalis, M. trogontherii, M. imperator* şi *M. primigenius.*

Mammuthus planifrons are craniul puţin alungit, cu profil triunghiular, fruntea plată (Fig. 286-A). Molarii, nu prea înalţi, posedă încă un număr redus de lame (M_2: 8-9 lame; M_3: 8-12 lame), fiind asemănători cu molarii de la mastodontul elefantoid *Stegodon.* A trăit în Pliocen superior-Pleistocen inferior şi este considerat cel mai vechi reprezentant al mamuţilor.

Mammuthus (Archidiskodon) meridionalis, care a trăit din Pliocenul superior până în Pleistocenul inferior, este o formă veche de mamut. Craniul este înalt cu fruntea puţin concavă. Molarii (Fig. 278-B6, Fig. 285-F) sunt încă scunzi, cu mai puţine lofe decât la *M. planifrons* (M_2: 12-14 lame; M_3: 15-20 lame). Lofele au smalţul gros, uşor încreţit şi prezintă un *sinus*, de regulă posterior; *frecvenţa lamelară* (numărul de lame pe un decimetru) la M_3 este de 4,5-5,5. Mamutul meridional avea înălţimea de 3,50-3,80 m la greabăn şi lungimea de 5,50 m. Defensele, de circa 1,50 m lungime, sunt uşor arcuite. În România a fost găsit în depozite din Oltenia şi Câmpia Română.

Mammuthus trogontherii, numit şi mamutul de stepă, este considerat o formă de trecere între mamutul meridional şi mamutul blănos. Era de talie foarte mare, având înălţimea la greabăn de 4,50 m iar defensele puteau ajunge la 4,50 m lungime. Molarii sunt largi şi înalţi, cu smalţ plisat, care nu formează un sinus loxodont; M_2: 11-15 lame; M_3: 13-21 lame. Frecvenţa lamelor este intermediară între cea de la *M meridionalis* şi *M. primigenius.* Corpul era acoperit cu o blană destul de dezvoltată. A trăit în stepele cu climat continental (dar nu rece) din Europa şi America de Nord acum 500000-100000 ani.

Mammuthus imperator a fost o specie de talie mare a mamuților din America de Nord (până la 3,95 m înălțime la greabăn), care a dispărut la începutul Holocenului. Defensele sunt imense, de 4,20 m lungime.

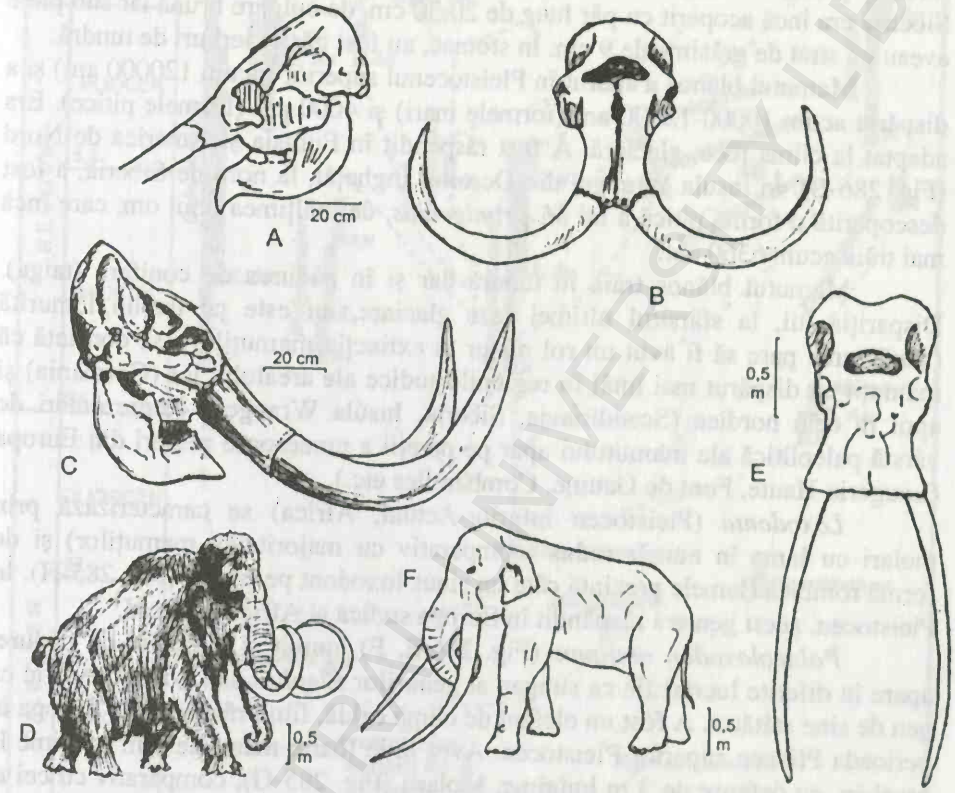


Fig. 286. Elephantidae. A – *Mammuthus planifrons*, Pliocen; B – craniul mamutului de Alaska (*Mammuthus primigenius americanus*); C-D – *Mammuthus primigenius* (Pleistocen superior, Eurasia): C – craniul; D – reconstituirea corpului; E-F – *Palaeoloxodon antiquus*, Pleistocen: F – craniul văzut frontal; G – aspectul corpului reconstituit (A, B, F după L. Moret, 1940; C după Andrews, din A. S. Romer, 1959; D după Knight, din A. S. Romer, 1959; E după Falconer și Cautley, din J. Piveteau, 1958).

Mammuthus primigenius (mamutul blănos) (Fig. 286-B-D) este cel mai bine cunoscut proboscidian fosil. Mamutul avea capul foarte mare, cu craniul ţuguiat dorsal. În regiunea dorsală a coloanei vertebrale avea un fel de cocoaşă datorită faptului că apofizele spinoase ale primelor vertebre dorsale erau foarte dezvoltate. Defensele depăşesc adesea 3 m lungime, putând atinge 5 m lungime şi 400 kg greutate. Molarii sunt largi şi foarte înalţi; lamele sunt numeroase şi

serate, cu smalţul subţire şi nu prezintă niciodată sinusul loxodont (Fig. 278-B7). M_2: 14-18 lame; M_3: 18-24 lame. Frecvenţa lamelară la M_3 este de 7,5-10 lame per decimetru. Înălţimea la umăr variază, la formele mari, între 2,50 şi 3,0 m iar formele pitice aveau numai 1,80 m. Corpul unor exemplare îngheţate în solul Siberiei era încă acoperit cu păr lung de 20-30 cm, de culoare brună iar sub piele aveau un strat de grăsime de 9 cm. În stomac, au fost găsite ierburi de tundră.

Mamutul blănos a apărut în Pleistocenul superior (acum 120000 ani) şi a dispărut acum 10000-12000 ani (formele mari) şi 4000 ani (formele pitice). Era adaptat la clima rece, glaciară. A fost răspândit în Eurasia şi America de Nord (Fig. 286-B). În insula Wrangel din Oceanul Îngheţat, la nord de Siberia, a fost descoperită o formă pitică a lui *M. primigenius,* de înălţimea unui om, care încă mai trăia acum 6360 ani.

Mamutul blănos trăia în tundră dar şi în pădurea de conifere (taiga). Dispariţia lui, la sfârşitul ultimei faze glaciare, nu este pe deplin lămurită (vânătoarea pare să fi avut un rol major în extincţia mamuţilor); se constată că mamuţii au dispărut mai întâi în regiunile sudice ale arealului lor (Germania) şi apoi în cele nordice (Scandinavia, Siberia, Insula Wrangel). Reprezentări de vârstă paleolitică ale mamutului apar pe pereţii a numeroase peşteri din Europa (Laugerie-Haute, Font de Gaume, Combarelles etc.).

Loxodonta (Pleistocen inferior-Actual, Africa) se caracterizază prin molari cu lame în număr redus (comparativ cu majoritatea mamuţilor) şi de formă rombică (lamele prezintă câte un sinus loxodont pe laturi) (Fig. 285-H). În Pleistocen, acest gen era răspândit în Europa sudică şi Africa de Nord.

Palaeoloxodon antiquus (Fig. 286-E, F), numit şi elefantul de pădure, apare în diferite lucrări fie ca subgen al genurilor *Elephas* sau *Loxodonta*, fie ca gen de sine stătător. A fost un elefant de climă caldă, fiind răspândit în Europa în perioada Pliocen superior-Pleistocen. Avea talie foarte mare, de 4 m înălţime la greabăn, cu defense de 3 m lungime. Molarii (Fig. 285-G), comparativ cu cei ai mamutului, au coroana de înălţime medie şi sunt mai alungiţi şi înguşti; frecvenţa lamelară este egală sau inferioară celei de la *M. trogontherii*. Stratul de smalţ al lofelor este gros şi, în general, plisat. În centrul lamelor se găseşte un sinus, uneori chiar două, caz în care conturul lamelor se aseamănă cu cel prezent la elefantul african actual (romburile sunt însă mai aplatizate).

Din acest gen fac parte şi elefanţii pitici care au trăit în Pleistocen în unele insule din Marea Mediterană (Malta, Cipru, Sicilia etc.): *Palaeoloxodon antiquus mnaidriensis* (1,90 m înălţime), *Palaeoloxodon antiquus melitensis* (1,40 m înălţime) şi *Palaeoloxodon antiquus falconeri* (0,90 m înălţime).

Din categoria elefantidelor loxodonte supravieţuieşte astăzi o singură specie, elefantul african (*Loxodonta africana*), care atinge înălţimea la greabăn de 3,20 m, fiind cel mai mare animal de uscat actual.

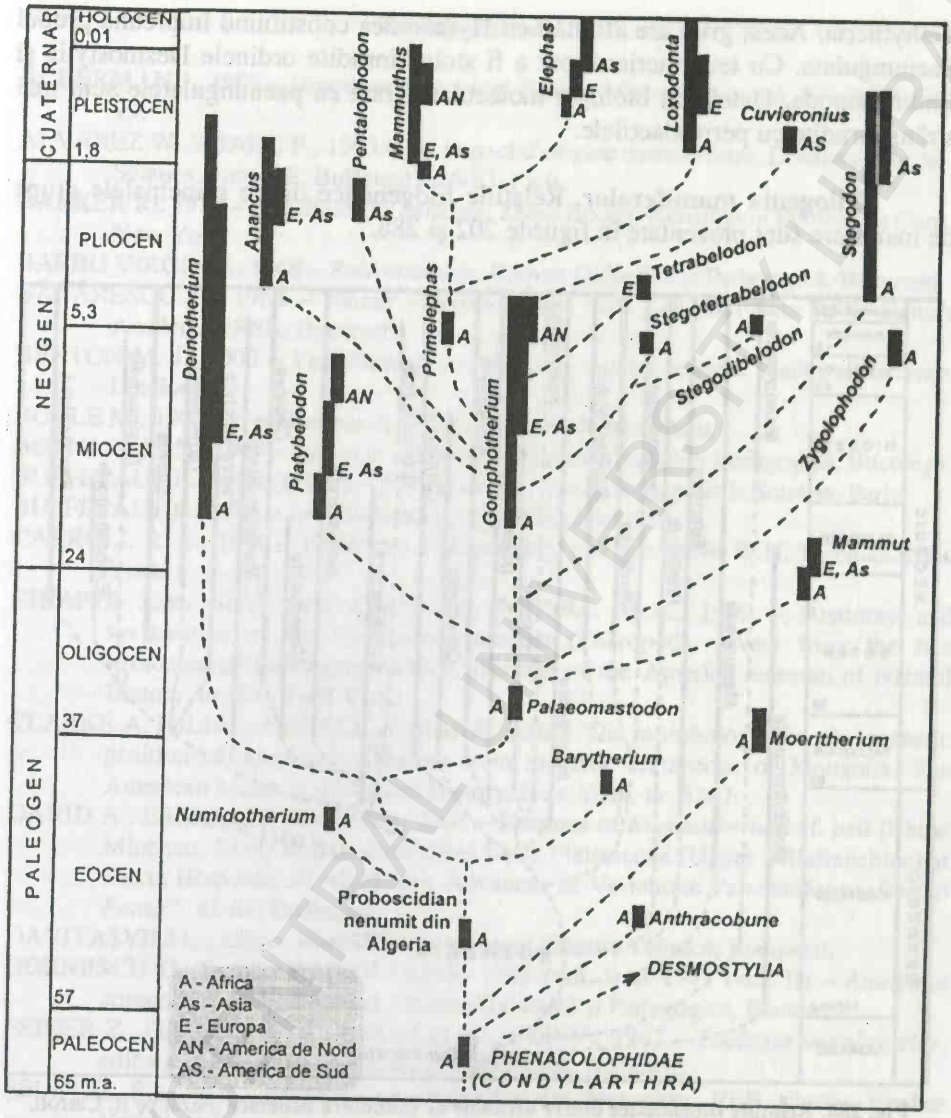


Fig. 287. Filogenia şi distribuţia paleogeografică a proboscidienilor (după R. Carroll, 1988, cu completări).

Filogenia proboscidienilor. Filogenia şi distribuţia paleogeografică a proboscidienilor sunt prezentate în figura 287. Proboscidienii se apropie de sirenieni pe baza unor caractere craniene (poziţia anterioară a orbitei, deasupra premolarilor anteriori, molari bilofodonţi), constituind împreună grupul

Tethytheria. Acest grup are afinități cu Hyracoidea constituind împreună grupul Paenungulata. Cu tethytherienii par a fi strâns înrudite ordinele Desmostylia și Embrithopoda. Datele de biologie moleculară arată că paenungulatele sunt mai strâns înrudite cu perisodactilele.

Filogenia mamiferelor. Relațiile filogenetice dintre principalele grupe de mamifere sunt prezentate în figurile 202 și 288.

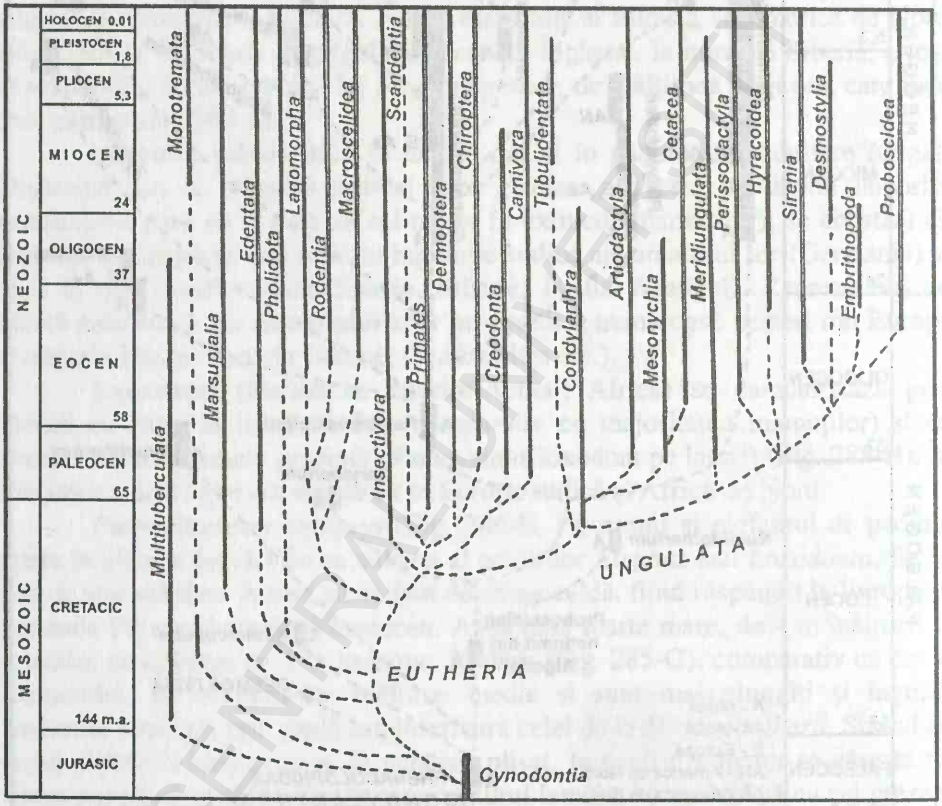


Fig. 288. Relațiile filogenetice dintre ordinele de mamifere neozoice (bazat pe R. Carroll, 1988).

Bibliografie selectivă

ACKERMAN J., 1998 – Dinosaurs take wing, National Geographic, vol. 198, no. 1: 74-99.

ALVAREZ W., ASARO F., 1993 – Un impact d'origine extraterestre, Dossiers pour la Science (coord. E. Buffetaut): 76-83, Paris.

BAKKER R., 1989 – *The dinosaur heresies*, Zebra Books, Kensington Publishing Corp., New York.

BARBU VIRGINIA, 1968 – *Paleontologie*, Editura Didactică şi Pedagogică, Bucureşti.

BĂNĂRESCU P., 1964 – *Pisces – Osteichthyes*, vol. XIII în Fauna RSR, Editura Academiei RSR, Bucureşti.

BENTON M. J., 2000 – *Vertebrate Palaeontology*, second edition, Blackwell Science, London.

BOULE M., 1905 – *Conférences de Paléontologie*, Masson, Paris.

BOTNARIUC N., 1979 – *Biologie generală*, Editura Didactică şi Pedagogică, Bucureşti.

BUFFETAUT E. (coord.), 1993 – *Les Dinosaures*, în Dossier pour la Science, Paris.

BUFFETAUT E., 1995 – *Les dinosaures*, Hachette Livre, Paris.

CARROLL R. L., 1988 – *Vertebrate Paleontology and evolution*, W.H. Treeman, New York.

CHIAPPE L.M. SHU' AN, QIANG J., NORELL M.A., 1999 – Anatomy and systematics of the Confuciusornithidae (Theropoda: Aves) from the late Mesozoic of northeastern China, Bulletin of the America museum of Natural History, nr. 242, New York.

CLARKE A. JULIA şi NORELL A. MARK, 2002 – The morphology and phylogenetic position of *Apsaravis ukhaana* from the late Cretaceous of Mongolia, The American Museum of Natural History, New York, nr. 3387.

DAVID A., EREMEICO NATALIA, 2003 – Findings of *Elasmotherium* cf. *peii* (Chow Minchen, 1958) from sediments of Early Pleistocene (Upper Villafranchian) at Salcia (Republic of Moldova), Advances in Vertebrate Paleontology *„Hen to Panta":* 41-46, Bucharest.

DAVITAŞVILI L., 1956 – *Curs de paleontologie*, Editura Tehnică, Bucureşti.

DORNESCU G. T., NECRASOV OLGA, 1968 (vol. I) şi 1971 (vol. II) – *Anatomia comparată a vertebratelor*, Editura Didactică şi Pedagogică, Bucureşti.

FEIDER Z., GROSSU A. V., GYURCO ŞT., POP V., 1967 – *Zoologia vertebratelor*, ediţia a II-a, Editura Didactică şi Pedagogică, Bucureşti.

FEUSTEL R., 1983 – *Abstammungsgeschichte des Menschen*, VEB. Gustav Fischer Verlag, Jena.

FILIPESCU M.G. , 1971 – *Paleontologia vertebratelor* (curs litografiat), Univ. Bucureşti, Fac. Geologie-Geografie.

FUHN I, 1960 – *Amphibia,* în Fauna RSR, Vol. XIV, fasc. 1, Editura Academiei RSR, Bucureşti.

FUHN I., VANCEA ŞT., 1961 – *Reptilia*, în Fauna RSR, Vol. XIV, fasc. 2, Editura Academiei RSR, Bucureşti.

GRASSÉ P. P., DEVILLERS C., 1965 – *Précis de Sciences Biologiques. Zoologie II – Vertébrés*, Masson, Paris.
GRASSÉ P. P. (coord.), 1967 – *Traité de zoologie (anatomie, systématique, biologie)*, Tome XVI, *Mammiferes – téguments et squelette*, Masson, Paris.
GRIGORESCU D., 1980 – *Înaintea apariţiei omului*, Editura Albatros, Bucureşti.
GROBSTEIN C., 1965 – *The strategy of life*, W. H. Freeman and Company, San Francisco and London.
HAIMOVICI S. şi colab., 1979 – *Lucrări practice de anatomia comparată a vertebratelor (sistemul locomotor)*, curs litografiat, Editura Universităţii „Al. I. Cuza", Iaşi.
HAIMOVICI S., 1981 - *Anatomia comparată a vertebratelor – splanchnologia*, curs litografiat, Editura Universităţii „Al. I. Cuza", Iaşi.
HAIMOVICI S., 1982 – *Anatomia comparată a vertebratelor - sistemele de relaţie*, curs litografiat, Editura Universităţii „Al. I. Cuza", Iaşi.
HAIMOVICI S., COMĂNESCU GIANINA, 1984 – *Lucrări practice de anatomia comparată a vertebratelor (tegumentul, splanchnologia, sistemul nervos, organele de simţ)*, curs litografiat, Editura Universităţii „Al. I. Cuza", Iaşi.
HANGANU ELISABETA-NISTOR, ŞURARU N., GRIGORESCU D., 1983 – *Paleontologie*, Editura Didactică şi Pedagogică, Bucureşti.
HAUBOLD H., 1984 – *Saurierfährten*, A. Ziemsen Verlag. Wittenberg Lutherstadt, DDR.
HORNER J.R., GORMAN, J., 1986 – *Digging Dinosaurs*, Workman, New York.
JEPSEN L. G., MAYR E. & SIMPSON G. G. (editori), 1963 – *Genetics, Paleontology and evolution*, Atheneum, New York.
KARDONG K.V., 1998 – *Vertebrates – comparative anatomy, function, evolution*, second edition, Washington State University.
KÄMPFE L., 1985 – *Evolution und Stammesgeschichte der Organismen*, VEB. Gustav Fischer Verlag, Jena.
KENT G., 1965 – *Comparative anatomy of the vertebrates*, The C. V. Mosby Company, USA.
KRUMBIEGEL G., WALTER H., 1984 – *Fossilien*, VEB. Deut. Verlag, Leipzig.
LAMBERT D., 1998 - *Book of Dinosaurs*, ediţia a II-a, Wordworth Reference, Great Britain.
LAVOCAT R., (coord.), 1966 – *Faunes et flores préhistoriques de l'Europe occidentale*, Tom III, în *Atlas de préhistorie*, Édition N. Boubée, Paris.
LEAKEY R., 1995 – *Originea omului*, Editura Humanitas, Bucureşti.
LISTER A. M., ESSEN H., 2003 – *Mammuthus rumanus* (Ştefănescu), the earliest mammoth in Europe, Advances in Vertebrate Paleontology *„Hen to Panta"*: 47-52, Bucharest.
MÉSZÁROS N., PETRESCU I., 1976 – *Coloşi printre vieţuitoarele străvechi*, Editura Ştiinţifică şi Enciclopedică, Bucureşti.
MOODY R., 1983 – *Fossils*, Newnes Books Limited.
MORET L., 1940 – *Manuel de Paleontologie animale*, Masson, Paris.

NECRASOV OLGA, 1971 – *Originea şi evoluţia omului*, Editura Academiei RSR, Bucureşti.
NORMAN D., 1994 – *Prehistoric Life – the rise of the vertebrates*, Boxtree Limited, London.
PARKER S., BERNOR R., 1996 – *Fossils – the practical guide to paleontology*, Greenwich Ed., Singapore.
PATRULIUS D., 1971 – *Călătorie în mările trecutului*, Editura Ştiinţifică, Bucureşti.
PAUCĂ M., 1959 – *Din viaţa speciilor dispărute*, Editura Ştiinţifică, Bucureşti.
PEARSON R., 1964 – *Animals and Plants of the Cenozoic Era*, Butterworths, London.
PERRIER R., 1921 – *Cours élémentaire de zoologie*, Masson, Paris.
PETRESCU I., 1978 - *Pământul – o biografie geologică*, Editura Albatros, Bucureşti.
PETRESCU I., 1986 – *Lumi geologice dispărute*, Editura Dacia, Cluj-Napoca.
PIVETEAU J. (sub red.), 1955 – *Traité de Paleontologie*, tom V, Masson, Paris.
PIVETEAU J. (sub red.), 1958 – *Traité de Paleontologie*, tom VI, vol II, Masson, Paris.
POSMOŞANU ERIKA, 2003 – The palaeoecology of the dinosaur fauna from a lower Cretaceous bauxite deposit from Bihor (Romania), Advances in Vertebrate Paleontology *„Hen to Panta"*: 121-124, Bucharest.
POUGH F. H., HEISER J.B., Mc FARLAND W.N., 1996 - *Vertebrate Life*, ediţia a 4-a, Macmillan, New York.
RĂDULESCU C., SAMSON P., 1997 – Late Cretaceous Multituberculata from the Haţeg Basin (Romania), Sargetia, Series Scientia Naturae, 17:247-255, Deva.
ROMER A. S., 1959 – *The Vertebrate Story*, ediţia a 5-a, Univ. of Chicago Press, Chicago.
ROMER A. S., 1966 – *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere*, Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin.
ROŞU L., 1987 – *Treptele antropogenezei* (mic dicţionar al oamenilor fosili), Editura Ştiinţifică şi Enciclopedică, Bucureşti.
SAULEA EMILIA, 1967 – *Geologie istorică*, Editura Didactică şi Pedagogică, Bucureşti.
ŞURARU MARIA, 1975 – *Paleontologie (Stomochordata şi Vertebrata)*, curs litografiat, Universitatea „Babeş Bolyai" Cluj-Napoca.
TATON R. (coord.), 1972 – *Istoria generală a ştiinţei*, vol. III: *Ştiinţa contemporană*, Editura Ştinţifică, Bucureşti.
TĂTĂRÂM N., 1988 – *Geologie stratigrafică şi paleogeografie. Precambrian şi Paleozoic*, Editura Tehnică, Bucureşti.
UDRESCU M., BEJENARU LUMINIŢA, HRIŞCU CARMEN, 1999 – *Introducere în arheozoologie*, Editura Corson, Iaşi.
VALENCIUC N., I. ION, 1983 – *Lucrări practice de zoologia vertebratelor*, Editura Universităţii „Al. I. Cuza", Iaşi.
VANDEBROEK G., 1969 – *Évolution des vertébrés (de leur origine a l'homme)*, Masson, Paris.
WELLNHOFER P., 1993 – L' Archaeopteryx, Dossiers pour la Science (coord. E. Buffetaut): 60-73, Paris.

A

Abelisauridae, 185
Acanthodes, 68, 68
Acanthodii, 34, 50, 67, **68**, 69, 105
Acanthomorpha, 91
Acanthopterygii, 92
Acanthostega, 109, 110, 111, 119, 122, 135
A. gunnari, 111
Aceraceae, 224
Aceratherium, 429, 432, 434
A. incisivum, 432
Acipenseriformes, 76, 79, 80, 105
Acipenser, 80, 81
Acrania, 10
Acrodus, 57
Actinistia, 76, 97, 99, 105
Actinopterygii, 34, 75, 76
Adapidae, 334, 335, 336
Adapioidea, 334
Adapis, 334, 336
Adcrocuta, 364
Aegialodon, 313, 314
Aegyptopithecus, 334, 341, 342, 344
Aeolopithecus, 344
Aepyornithiformes, 287, 288
Aepyornis, 288
A. maximus, 288
Aetosauria, 62, 164, 166
Aetiocetus, 411
Agorophius, 410, 411
Aigialosauridae, 232
Aïstopoda, 119, 129, 135
Agnatha, 34, 35
Agriochoeridae, 382, 383, 390
Agriochoerus, 391
Alces, 401
A. alces, 400
Alligator, 173
Alligatoridae, 173
Allodesmus, 367
Allohyaena, 364
Alosa, 85
A. nordmani, 88, 89
Allosauridae, 185, 203, 285
Allosaurus, 185, 186, 215, 221
Allostylops, 371
Allotheria, 34, 304, 305, **308**
Alticamelus, 393, 394
Alvarezsauridae, 273, 280, 285
Amargasaurus, 219
Ambiortidae, 282
Amblypoda, 377, 381
Ambiortus, 282, 285
Amblypterus, 78
A. natans, 408
Amebelodon, 450, 451
Amia, 82, 83, 84
Amiiformes, 76, 105
Amniota, 114, 135
Amphibia, 34, 114, 115, 135
Amphicyonidae, 366
Amphilestes, 305, 306
Amphilestidae, 315
Amphimerycidae, 382, 383, 394, 395
Amphimeryx, 395
Amphioxus, 33
Amphipithecus, 338
Amphistyle, 91, 92
Amphitheriidae, 315
Amphitherium, 312, 313
Amphitragulus, 399
Amphiuma, 132
Amynodontidae, 416, 430, 431, 435
Anagale, 327, 328
Anagalida, 304, **327**
Anancus, 452, 459
A. arvernensis, 451
Anapsida, 34, 147, **148**, 264
Anaspida, 34, 40, **43**, 44, 48
Anastylops, 371
Anatolepis, 32, 48
Anatosaurus, 195, 196
Anchisauridae, 188
Anchitherium, 416, 419, 421
A. aurelianense, 419
Ancodus, 388
Ancylopoda, 415, 416, **425**
Andalgalornis, 290
Andrewsarchus, 406, 407
Andrias, 119, 132
Anglaspis, 35, 37
Anguilla anguilla, 88
Anguilliformes, 76, 88
Ankilosauria, 191, **197**, 198, 203
Ankilosauridae, 197

Ankilosaurus, 196
Anomodontia, 250, 263
Anoplotheriidae, 382, 383, 392
Anoplotherioidea, 382, 391
Anoplotherium, 391, 392
Anseriformes, 289
Anteosauria, 263
Anthracobune, 459
Anthracobunidae, 444, 446
Anthracosauria, 119, 125
Anthracotheriidae, 382, 383, **387**, 388
Anthracotherium, 387, 388
Anthropoidea, 333, 334
Anthropomorpha, 334, 341, 344, 356
Antiarchi, 52, 54
Antilocapra Americana, 403
Antilocapridae, 382, 383, **403**
Aotinae, 339
Anura, 117, 119, **132**, 135
Apatosaurus, 190
Apatotheria, 304, **359**
Apidium, 334, **339**, 344
Apoda, 133
Apodiformes, 289, 291
Appendiculariae, 10
Apsaravis ukhaana, 269
Apterygiformes, 287, **288**
Araeoscelidia, **156**, 264
Araeoscelis, 155
Arandaspis, 32, 33, 38, 48
Arapaima, 87
Araucariaceae, 224
Archaegosaurus, 119, 123
Archaelon, 151
A. ischyros, 152
Archaeoceti, 408, 409
Archaeomeryx, 398, 399
Archaeopteropus, 359
Archaeopteryx, 29, 186, 267, 268, 270, 271, **273**, 274, 275, 276, 277, 278, 279, 280, 281, 282, 285
A. lithographica, 275
Archaeornithes, 34, **273**
Archaeotherium, 386, 385
Archidiskodon, 455, 456
Archosauria, 147, 158, 161, **162**, 264
Archosauromorpha, 147, **157**, 161, 264, 265
Arctocyon, 368, 369
Arctocyonidae, 369
Arctomys bobac, 330
Ardipithecus, 334, 348, 356
A. ramidus, 348, 357
Arctostylops, 371
Argentavis magnificens, 291
Argentinosaurus, 190
Argyropelecus, 90
A. cosmovicii, 91
Arsinoitherium, 437
A. zitteli, 437
Arthrodiri, 51, 52, 53
Artiodactyla, 304, **381**, 384, 460
Askeptosaurus, 156, 157
Asioryctes, 321, 322
Astrapotheria, 304, **376**
Astrapotheriidae, 431
Astrapotherium, 376
Astraspis, 32, 48
Atelidae, 334
Atheriniformes, 76, 92
Atoposauridae, 171
Aulopiformes, 76, 90
Australopithecus, 334, 344, 346, **348**, 350, 355, 356, 357
A. anamensis, **348**, 357
A. afarensis, 347, **348**, 349, 357
A. africanus, 348, **349**, 352, 357
Aves, 34, 114, 161, 203, 264, **266**, 285
Axis, 400, 401

B

Balaenidae, 441
Balaenoptera, 412
B. musculus, 411
Balaenopteridae, 411
Baluchitherium, 416, **432**, 433, 436
B. grangeri, 433
Bathoidea, 57, 63, 65, 67
Baptornis, 283
Baptornithidae, 283
Barbourofelis, 364
Barbus, 85
Barunlestes, 310, 321, 322
Batodon, 322
Baryonix, 220
Barytheriidae, 444

Barytherioidea, 444, 447
Barytherium, 447, 459
Basilosauridae, 410
Basilosaurus, 409, 410
Batracomorpha, 119
Batracosuchus, 119, 124
Bauria, 256
Bauridae, 256
Baurusuchidae, 171
Baurusuchus, 170, 171
Bavarisaurus, 212
Benthosuchus, 119, 123, 124, **125**
Betulaceae, 224
Biarmosuchia, 250
Biarmosuchus, 253, 254, 259
Birkenia, 35, 43, 44
Bison, 403
B. bison, 404
B. bonasus, 404
B. priscus, 404
Blastomeryx, 398, 399
B. advena, 398
Borhyaena, 317, 318
Borhyaenidae, 317
Bos, 403, 404
B. primigenius, 404
Bothryolepis, 54, 55
Bovidae, 382, 383, **403**
Bovoidea, 382, 383, 397, **403**
Brachiosauridae, 190
Brachiosaurus, 189, 190
Brachydiastematherium, 416, 423, 424
B. transsylvanicus, 424
Brachylophosaurus, 194
Brachypterygius extremus, 246
Bradypodidae, 324
Branisella, 334, 339
Branchiostoma, 33, 48
B. lanceolatum, 11
Brontosaurus, 190
Brontotheriidae, 416, 435
Brontotherioidea, 416, 422, 424
Brontotherium, 416, 423, 424
B. leidyi, 424
B. platyceras, 424
Bubalus, 405
Buxolestes, 360

C

Cacops, 119, 122, 123
Caenolestoidea, 316
Caiman, 173
Cainotheriidae, 382, 383, 391, 392
Cadurcotherium, 392, 416, **430**, 432
Cainotherium, 392, 391
C. laticurvatum, 391
Calamoichthys, 79
Calcichordata, 31
Camarasauridae, 190
Camarasaurus, 189, 190
Camelidae, 382, 383, **392**, 393
Cameloidea, 382, 394
Camelus, 392, 394
C. alutensis, 393, 394
C. bactrianus, 394
C. dromedarius, 394
Canidae, 366
Canoidea, 363, **366**
Capitosaurus, 119, **125**
Capra, 405
C. ibex, 404
Capreolus, 400, 401
Caprimulgiformes, 289
Caproidae, 93
Captorhinida, 143, 146, 147, **148**, 252, 265
Captorhinidae, **148**, 149, 264
Captorhinomorpha, 148
Captorhinus, 149
Carcharias, 64
Carchariidae, 64
Carcharodon, 57, 64
C. megalodon, 64
Carcharodontosaurus, 185
Carinatae, 285
Carnivora, 363, 460
Carnosauria, 183
Carodnia, 375
Caseidae, 250, 252
Caspialosa, 85
Castor fiber, 330
Casuariformes, 287, **288**
Catarrhini, 334, 335, **339**, 344, 356
Cathartidae, 289
Caudata, 130, **132**
Caudipteryx, 272, 274, 280
Cebochoeridae, 382, 383, 385

BCU CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Cebochoerus, 385, 386
Centriscus, 90, 92
Cephalaspidomorpha, 34, 35, 36, **40**, 48
Cephalaspis, 35, **41**, 42
Cephalochordata, **10**, 48
Ceratomorpha, 415, 416, **427**
Ceratodidae, 103
Ceratodus, 103
Ceratopsia, 191, **199**, 200, 203
Ceratopsidae, 199, 200
Ceratosauria, **183**, 203
Ceratosauridae, **183**, 203
Ceratosaurus, **183**, 186
Ceratotherium, 416, 435
C. simum, 436
Cercidiphyllaceae, 224
Cercopithecidae, 334, 340
Cercopithecinae, 340
Cercopithecoidea, 334, 335, **340**, 356
Cercopithecus, 334, 341
Ceresiosaurus, 240
Cervidae, 382, 383, 399, **401**
Cervoidea, 382, 383, 397, **399**
Cervus, 400, 401
C. elaphus, 400
Cetacea, 304, **407**, 408, 409, 460
Cetotherium samarinense, 412
Chaetodontidae, 93
Chalicotheriidae, 416, **425**, 426, 435
Chalicotherioidea, 416, 425
Chalicotherium, 426
C. goldfussi, 426
Champsosauria, 161
Champsosaurus, 156, 157
Characiformes, 76, 89
Charadriiformes, 289
Cheirolepis, 77, 78
C. trailli, 78
Chelonia, 147, 148, **150**, 264
Chimaera, 57, 66
C. monstruosa, 66
Chimaeriformes, 57, 66
Chiniquodon, 263
Chiniquodontidae, 250, **261**, 262, 263
Chiroptera, 304, 333, **358**, 460
Choanates, 105
Chondrichthyes, 34, 50, 55, 57, 67, 105
Chondrostei, 76, 77, 105
Chondrosteus, 80, 81
Chordata, 9
Choristodera, 147, **156**, 157
Cichlidae, 85
Ciconiiformes, 289
Cimolestes, 322, 333, 361, 379
Cingulata, 324
„Cladodus" neilsoni, 56
Cladoselache, 56, 57, **58**, 59
Cladoselachida, **58**, 59, 67
Claudiosauridae, 243
Claudiosaurus, 240, 243
Cleithrolepis, 79
Clidastes velox, 233
Climatius, 68, 69
Clupea, 85
C. longimana, 88, 89
Clupeiformes, 76
Clupeomorpha, 87, 88, 89
Clydagnathus, 35, **44**, 45
Coccosteus, 52, 53
Coelacanthini, 99
Coelacanthiformes, 76
Coelodonta, 416, 429
C. antiquitatis, 436, 434
Coelolepida, 39
Coelophysis, **183**, 184, 207, 210, 212
Coelurosauravidae, 156
Coelurosauravus, 155, **156**
Coelurosauria, 183, 285
Columba, 270
Columbiformes, 289
Compsognathidae, 185
Compsognathus, **185**, 212, 273, 274
C. longipes, 275
Concornis, 283
Condylarthra, 304, 323, **367**, 368, 407, 415, 435, 460
Confuciusornis, 281
C. sanctus, 280, 281
Confuciusornithidae, 269, 273, **280**, 285
Conodonta, 34, 35, 36, **44**, 48
Coraciiformes, 289
Cormohipparion, 421
Coryphodon, 378
C. testis, 379

C. wortmani, 379
Corythosaurus, 194, **196**, 208
Cottus, 83
Cotylorhynchus, 252
C. romeri, 251
Cotylosauria, 143
Cranioceras, 400
C. skinneri, 400
Craniata, 46
Crassygyrinus, 135
Creodonta, 304, **361**, 362
Crocodylia, 147, 161, 162, **166**
Crocodylidae, 173
Crocodylus, 173
C. vulgaris, 172
Crossopterygii, 76, **94**, 96, 105, 117
Cryolophosaurus, 221
Cryptobranchidae, 132
Cryptodira, **151**, 153
Ctenacanthida, 57, 58, 60, **62**, 67
Ctenacanthus, 57, 62
Ctenodus tuberculatus, 102
Ctenurella, 51, 53
Cuculiformes, 289
Cuvieronius, 450, 459
C. andinum, 548
Cyathaspis, 35, 37
Cycadales, 224
Cyclostomata, 34, 35, 36, **45**, 47
Cymbospondylus, 245, 246, 247
Cynocephalus, 357
C. temmincki, 367
C. volans, 357
Cynodontia, 250, 253, **256**, 263, 460
Cynognathidae, 250, **259**, 263
Cynognathus, **259**, 263, 301
C. craterinotus, 258
Cynomorpha, 334, **340**
Cyprinidae, 93
Cypriniformes, 76, 89
Cyprinodontiformes, 76, 92
Cyprinus, 85, 90
Cyrocystis platessa, 31

D

Dama, 401
D. dama, 400
Dapedius, 84
Dasyatis, 57, 65
Dasypodidae, 324
Dasypus, 29
Dasyuridae, 317
Dasyurus, 317
Deinoychus, 184, **185**, 270, 277
Deinosuchus, 173
Deinotheriidae, 444
Deinotherioidea, 444, **446**
Deinotherium, **446**, 459
D. gigantissimum, 447
Delphinus, 411
D. delphis, 410
Deltatheridium, 313, 314
Deltatherium, 379
Dendropithecus, 340, 341, 344
Deperetellidae, 416, 427, 435
Dermoptera, 304, 333, **357**
Desmatophocidae, 367
Desmostylia, 304, **440**, 441, 459, 460
Desmostylus, 441
Diabolepidida, 76
Diabolichthyes, 103, 104
Diacodexis, **382**, 383, 385
D. chacensis, 384
Diadectes, **128**, 143
Diadectomorpha, 119, 125, **128**, 135, 264
Diademodon, 263
Diademodontidae, 256, 263
Diadiaphorus, 373, 374
D. majusculus, 374
Diapsida, 34, 147, **154**
Diarthrognathus, 261, 263
Diatryma, 289, 290
Diatrymiformes, 289
Dicerorhinus, 416, 434
Diceros, 416, 435
D. pachygnathus, 431
D. bicornis, 436
Dichobunidae, 382, 383
Dicrocerus, 400, 401
Dicynodon, 255
Dicynodontia, 250, 253, **254**, 255, 263

Didelphidae, 317
Didelphis, 301, **317**, 318, 320, 360
Dimetrodon, 252, 263, 301
D. milleri, 251
Dimorphodon, 174, **176**, 177, 179
Dinichthys, 53
Dinictis, 364, 365
Dinilysia, 235
Dinocephalia, 250, 253, **254**, 263
Dinoceras, 380
Dinocerata, 304, **379**, 380
Dinohippus, 416, 417, 421, **422**
Dinornis maximus, 288
Dinornithiformes, 287, **288**
Dinosauria, 147, 161, **179**
Diplacanthus, 68, 69
Diplocaulus, 119, **130**, 131
Diplodocidae, 190
Diplodocus, 189, 190, 211
Diplorhini, 36
Diplurus, 100
Dipnoi, 76, 94, **101**, 105
Dipnoiformes, 76
Diprotodon, 318, 319
Diprotodontia, 316, **317**
Diprotodontidae, 319
Dipterus, 102, 103, 104
Discosauriscus, 119, **128**
Dissacus, 407
Dissorophidae, 135, 136
Docodon, 304, 306, 307
Docodonta, 300, 304, 305, **307**
Docodontidae, 315
Doleserpeton, 119, 134, 135
Dolichopithecus, 334, 340
D. arvernensis, 340
Dolichorhinus, 424
Dolichosauridae, 232
Dolichosoma, 119, **129**
D. longissimum, 131
Dorcatherium, 398, 399
Drepanaspis, 35, 37
D. gemuedensis, 39
Dromaeosauridae, **185**, 203, 285
Dromomerycidae, 383, 399, **400**
Dromomeryx, 400
Dryolestidae, 300, 315
Dryopithecus, 334, 344, **345**, 355, 356
D. fontani, 343
Dugong, 439, 440
Dviniidae, 250
Dunkleosteus, 51, 52
Dyrosauridae, 171

E

Ectoconus, 368, 369
Edaphosauridae, 250, 252
Edaphosaurus, 252
E. boanerges, 251
Edentata, 304, **323**, 460
Edmontonia, 197
Edmontosaurus, 194
E. regalis, 195
Elasmobranchii, 34, 57, **58**, 67
Elasmodontomys obliquus, 330
Elasmosaurus, 241
Elasmotherium, 429, 434, 436
Elephantidae, 444, **454**, 457
Elephantinae, 444, 455
Elephantoidea, 444, **447**
Elephantulus, 331
Elephas, 443, 455, 456, **458**, 459
E. hysudricus, 456
E. indicus, 441, 455, 456
Elginerpeton, 119, 122
Elopomorpha, 87, 88
Elpidophorus, 358
Embolomeri, 117, 119, **125**, 135
Embolotherium, 416, 423
E. andrewsi, 424
Embrithopoda, 304, **437**, 460
Enaliarctidae, 366
Enaliarctos, 366
Enaliornis, 283
Enaliornithidae, 283
Enantiornis, 283
Enantiornithes, 285
Enantiornithidae, 283
Enantiornithiformes, 282, 285
Endeiolepis, 35, 43, 47
Entelodon, 386
Entelodontidae, 382, 383, 385, 386
Entelodontoidea, 382, 385

Eoalulavis, 283
Eocaecilia, 119, **133**, 135
Eogyrinus, 119, **126**
Eohippus, 417
Eomanis, 326
Eomoropidae, 435
Eoraptor, **182**, 184, 202, 203
Eosiren, 440
Eosuchia, 147, 228, **229**
Eotheria, 34, 304, **305**, 306, 315
Eotherium, 440
Eothyrididae, 250
Eotragus, 403, 404
Eotitanops, 416, 423, 424
Eotitanosuchia, 250, 253, **254**, 263
Eotitanosuchus, 263
Epihippus, 416, 417, 419, 421
Equidae, 415, **416**
Equoidea, 416
Equus, 416, 417, 418, 421, **422**, 420
E. caballus, 420, 422
E. stenonis, 420
Erethizon, 330
Eryopidae, 135
Eryops, 108, 118, 119, **122**, 123
Esociformes, 76, 89
Euanura, 119
Eugeneodontida, 57, 58, 60, 67
Eunotosaurus, 153
Euoplocephalus, 198
Euparkeria, 163, 166
Eurhinosaurus, 247, 248
Erlikosaurus, 203
Erythrosuchus, 163
Euryapsida, 147, **235**
Euselachii, 57, 60, 68
Eusthenopteron, 93, 94, **98**, 99, 108, 109
Eusuchia, 167, 168, **172**
Euteleostei, 87, 89
Eutheria, 304, 310, 315, **320**, 460

F

Fabrosauridae, **191**, 203
Fabrosaurus, 191, 192
Fagaceae, 224
Falcodus, 45
Falconiformes, 289
Felis, 301
Felidae, 364
Felinae, 364
Feloidea, 363, 364
Fissipedia, 304, **363**, 365

G

Gadiformes, 76, 92
Galeaspida, 35, 40, 41, 43, 48
Galeaspis, 35, 40, **41**, 43, 48
Galeomorpha, 57, **64**, 65, 67
Galeoidea, 63
Galliformes, 289
Gallolestes, 322
Gavialidae, 173
Gavialus, 173
Gaviiformes, 289
Gazella, 405
G. brevicornis, 404
Galesauridae, 259
Gelocidae, 382, 383, 397, **399**
Gelocus, 399
Geosaurus, 170, 171
Gephyrostegus, 142
Gerrothorax, 119, 124, **125**
Giganotosaurus, 185
Gigantopithecus, 334, 344, 346
G. blacki, 343
Giraffa, 403
Giraffidae, 382, 383, 399, **401**, 402
Globidens, 232
G. alabamensis, 233
Glyptodon, 29, 324, 325
Glyptodontidae, 324
Gnathostomata, 34, 48, **49**, 67
Gobiatheriidae, 379, 381
Gobiatherium, 380, 381
Gobipterygidae, 283
Gobipteryx, 283, 285
G. minuta, 286
Gomphodontia, 250
Gomphotheriidae, 444, **447**
Gomphotheriinae, 444, **448**
Gomphotherioidea, 444

BCU ASIC CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Gomphotherium, 442, 444, **449**, 455, 459
G. angustidens, 448, 449
Goniodontomys disjunctus, 330
Goniopholidae, 171
Gonorynchiformes, 76, 89
Gorgonopsia, 250, 253, **255**, 263
Gorilla, 334, 344, **345**, 355, 346
Gracilisuchus, 168
Griphognathus, 102
Gruiformes, 289
Gymnophiona, 119, **133**, 135

H

Hadrosauridae, **193**, 195, 203
Hadrosaurinae, 194
Haikouella, 33
Haihouichthys, 33
Halicore, 440
Halitherium, 439, 440
Haplohippus, 421
Haplorhini, 333
Haramiyoidea, 315
Harpagolestes, 405, 406
Hardistiella, 35, 46
Helaletidae, 416, 427, 430, 435
Helaletes, 416, 427
Helladotherium, 402
H. duvernoyi, 402
Heptodon, 416, 427, 429
Helohyidae, 383, 382, 385
Heleosaurus, 163
Helicoprion, 57, 60
Hemicyclaspis, 35
H. murchisoni, 42
Hemithlaeus, 368
Henkelotherium, 310
Henodus, 236, 238, 239
Herpestidae, 364
Herrerasaurus, **182**, 270
Hesperocyon, 365, 366
Hesperornis, 283, 284
Hesperornithidae, 283
Hesperornithiformes, 282, 283, 285
Heterodontosauridae, **193**, 203
Heterohyrax syriacus, 438
Heterodontosaurus, 192, 193
Heterostraci, 35, 36, 37, 48
Hexanchidae, 56, 64
Hipparion, 416, 418, 420, 421, 422, 450
H. gracile, 420
Hippidion, 416, 421, 422
H. neogenum, 420
Hippomorpha, 415, 416
Hippopotamidae, 382, 383, 388, 389
Hippopotamoidea, 382, 385, 387
Hippopotamus, 389
H. amphibius, 389
Hipposideros, 359
Holocephali, 34, 57, **66**, 67
Holoclemensia, 313, 314
Holoptychius, 99
Holostei, 76, 83, 105
Homacodontinae, 390
Homalodotheriidae, 371
Homalodotherium, 371, 372
Hominidae, 334, 341, 344, **346**, 352, 355, 356
Homininae, 356
Hominini, 356, 357
Hominoidea, 334, **341**, 342, 344, 355, 356
Homo, 334, 344, 346, 347, **349**, 350, 356, 357
H. erectus, 350, 351, 352, 354, 357
H. e. pekinensis, 354
H. ergaster, 350, 351, 357
H. habilis, 350, 357
H. heidelbergensis, 350, 351, 352, 353, 357
H. rudolfensis, 350, 357
H. sapiens, 350, 353, 354, 357
H. s. neanderthalensis, 351, 353
H. s. fossilis, 352
H. s. sapiens, 352
Homunculus, 334, 339
Hovasaurus, 229, 230
Hupehsuchia, 156, 157
Hupehsuchus, 156, 157, 161
Hyaemoschus, 384, 399
Hyaena, 364
H. eximia, 365
H. spelaea, 364

Hyaenidae, 364
Hyaenictis, 364
Hyaenodon, 362
Hyaenodontidae, 362
Hybodontoidea, 62
Hybodus, 56, 57, 62, 63
H. hauffianus, 63
Hydrodamalis, 439
Hydrotherosaurus alexandre, 242
Hylaeosaurus, 180, **197**, 198
Hylobates, 334, 342, 344, 356
Hylobatidae, 334, 341, **343**, 344, 356
Hylonomus, 140, 148
Hyopsodontidae, 369
Hyopsodus, 368, 369
Hyperodapedon, 159, 160
Hypertragulidae, 382, 383, **397**
Hypertragulus, 397, 398
Hypohippus, 416, 418, 421
Hypotremata, 58, 66
Hypsilophodon, 192, 193
Hypsilophodontidae, 193, 203
Hyrachius, 428, 429
Hyracodon, 373, 416, **430**
H. nebrascensis, 431
Hyracodontidae, 416, **430**, 431, 433, 435
Hyracoidea, 304, **438**, 460
Hyracotherium, 414, 415, 416, **417**, 418, 419, 421, 422

I

Iberomesornis, 282
Iberomesornithidae, 282
Icaronycteris, 358
Ichthyopterygia, 147, **243**, 244, 264
Ichthyornis, 268, **284**
Ichthyornithidae, 284
Ichthyornithiformes, 282, **284**, 285
Ichthyosauria, 147, 243, **244**
Ichthyosaurus, 244, 245, 247, 248
I. communis, 245
I. trigonus, 247
Ichthyostega, 108, 109, 110, 113, 119, **120**, 121, 122, 135
Ichthyostegalia, 117, 119, **120**
Ichthyostegidae, 98
Ictidosauria, 250, 261, 263
Iguanodon, 179, 180, 192, **193**
I. bernissartensis, 193
Iguanodontidae, 193
Imagotaria, 366
Indricotherium, 206, 416, 432, **433**
Ingenia, 270
Insectivora, 304, 314, 323, **327**, 460
Isectolophidae, 416, 427, 435
Isotemnidae, 371

J

Jaymoytius, 35, **43**, 44, 47, 48

K

Karaurus, 119, **132**, 135
Kayentachelys, 151
Kayentatherium, 261, 263
Kennalestes, 321, 322
Kentrosaurus, 196
K. aethiopicus, 197
Kenyapithecinae, 356
Kenyapithecus, 334, 344, **345**
K. wickeri, 343
Kielantherium, 313, 314
Kingoria, 263
Kokopellia, 314
Koolasuchus, 133
Kotlassia, 127
K. prima, 128
Kritosaurus, 194
Kronosaurus, 243
Kuehneosaurus, 232, 233
Kuehneotheriidae, 315
Kuehneotherium, 308, 310, 312

L

Labidosaurus, 149
L. hamatus, 149

BCU CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Labyrinthodontia, 34, **118**, 119
Lacertilia, 161, 231, **232**
Lagomorpha, 304, 328, 460
Lagosuchidae, **166**, 178, 182, 202, 203
Lagosuchus, **164**, 165, 202
Lama, 373, 392, 393, **394**
Lambeosaurus, 194, 195, **196**
Lamna, 57, 64
L. obliqua, 64
Lamnidae, 64
Latimeria, 101
L. chalumnae, 100
Leaellynasaura, 221
Lemuridae (=Lemuroidae), 336, 334, 335
Lemuriformes, 333, 334, **335**, 337
Lepidopus, 92
L. neocomiensis, 84
L. glarisianus, 91
Lepidosauria, 147, 161, 228, **230**, 264,
Lepidosauromorpha, 147, 157, 161, 228, 264, 265
Lepidosiren, 74, 103, 104
Lepidosirenidae, 103
Lepidotus, 84
Lepisosteiformes, 76, 105
Lepisosteus, 84
Lepospondyli, 34, 117, 118, 119, **129**
Leptictida, 304, 323, **326**
Leptictis, 326
L. dakotensis, 326
Leptobos, 403
L. etruscus, 404
Leptoceratops, 200
Leptochoeridae, 382, 385
Leptolepiformes, 76, 86, 87
Leptolepis, 87
Leptomerycidae, 382, 383, 399, 397
Leptomeryx, 398
Leptophoca, 366
Lepus, 328
L. valdarnensis, 328
Lesothosaurus, 191
Leuciscus, 85
Limnopithecus, 334, **341**, 344
Liopleurodon, 241
Lissamphibia, 34, 115, 117, 118, 119, **130**, 134
Listriodon, 387
L. splendens, 386
Lithornis, 287
Litopterna, 304, **372**
Lophiodon, 416, **428**
L. leptorhynchus, 428
Lophialetidae, 416, 427, 435
Lophiodontidae, 416, 427, **428**, 435
Lorisidae, 334, 335, 336
Loxodonta, 443, 455, 456, **458**, 459
L. africana, 441, 455, **459**
Loxolophinae, 435
Lufengpithecus, 344
Lycaenops, 255, 256, 262
Lycosuchus, 263
Lystrosaurus, 255

M

Macaca, 334, 340
Machairodus, 365
Macrauchenia, 373, 374
Macraucheniidae, 373
Macroglossum stellatarum, 291
Macropodidae, 319
Macropoma, 101
M. mantelli, 100
Macroscelidea, 304, **331**, 460
Macropus, 318
Maiasaura, 195, 213
M. peeblesorum, 210, 211
Mammalia, 34, 114, 250, 263, **291**, 304
Mammut, 443, 444, 459
Mammuthus, 442, 444, 455, **456**, 459
M. africanavus, 455
M. imperator, 456, 457
M. meridionalis, 442, 455, 456
M. planifrons, 456, 457
M. primigenius, 442, 456, **457**, 458
M. subplanifrons, 455
M. trogontherii, 456
Mammutidae, 443, 444, 452
Mammutoidea, 443, 444
Maniraptora, 285
Manis, 326
Marsupialia, 304, 315, **316**, 460

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Massetognathus, 260, 263
Mastodon, 442, 443, 453
M. americanus, 453
M. borsoni, 453
M. turicensis, 453
Mastodontidae, 444, 447, 452
Mastodonsaurus, 119, 124, **125**
Mayomyzon, 35, 46, 48
Megaceros, 400, 401
Megahippus, 421
Megalosauridae, 183, 203
Megalosaurus, 179, 180, 183
Megaptera, 412
Megatherium, 324, 325
Megazostron, 306
Meniscotheriidae, 369
Meniscotherium, 368, **370**, 438
Menoceras, 416, **433**
Menodus, 416, **423**, 424
M. giganteum, 424
M. trigonoceras, 424
Meridiungulata, 371, 460
Merriamia, 245, 246
Merychippus, 416, 417, 418, **420**, 421
Merycochoerus, 384
Merycodus, 403, 404
Merycoidontidae, 390, 391
Merycoidodontoidea, 382, 383, 390
Merycoidon, 391
Merycopotamus, 388
Mesohippus, 416, 417, **419**, 421, 427
M. bairdii, 419
Mesodon, 84
Mesomeryx, 397
Mesonychia, 304, **405**, 406, 460
Mesonyx, 405, 406
Mesopithecus, 334, 340
M. pentelicii, 340
Mesosauria, 147, 148, 153
Mesosauridae, 264
Mesosaurus, 154
Mesosuchia, 167, 168
Metacheiromys, 324, 325
Metamynodon, 416, 431
M. planifrons, 431
Metasequoia, 224
Metatheria, 304, 310, **314**
Metaxytherium, 440
Metoldobotes, 331
Metornithes, 273, **280**, 285
Metriorhynchidae, 171
Metriorhynchus, 171
Metriotherium mirabile, 384
Miacidae, 263
Miacoidea, 363
Microbrachis, 119, **130**
M. pelikani, 131
Microceratops, 200, 201
Microsauria, 119, 129, **130**, 135
Microtus, 330
Miguashaia, 99
Millenium ancestor, 347
Milleretidae, 149, 264
Millerosauroidea, 149
Millerosaurus, 149
Minchenella, 441, 446
Miohippus, 418, 421, 420
Mixosaurus, 245, 246, 247
Moeritheriidae, 444
Moeritherioidea, 445
Moeritherium, 442, 443, **445**, 446, 447, 449, 450, 459
Monachus tropicalis, 367
Mongolotherium, 379, 380
Monoclonius, 200, 201
Mononychus, 280, 281
Monorhini, 40
Monotremata, 304, 307, 315, 460
Montherium, 366
Morganucodon, 295, 301, **305**, 308, 311
Morganucodontidae, 315
Moropus, 425, 426
Mosasauridae, 232
Moschidae, 382, 383, 397, 399
Moschops, 254
Multituberculata, 300, 304, **308**, 315, 460
Mussaurus, 213
Mustellidae, 366
Muttaburasaurus, 221
Myctophidae, 93
Myctophiformes, 76, 90

Myliobatis, 57, 65, 66
Myllokummingia, 33
Myobradypterygius, 246
Myopterygii, 47
Myorycteropus, 413
Myotis, 359
Myrmecophagidae, 324
Mysticeti, 410, 411, 412
Myxine, 35, 47
Myxiniformes, 35, 45, **46**, 47
Myxinikela, 35, 46, 48
Myxinoidea, 35, 45, **48**

N

Nanchangosaurus, 157
Nectridea, 119, **129**, 135
Neoceratodus, 74, **93**, 103, 104
Nemopteryx, 91
Neognathae (=Neognatha), 285, 289
Neoplagiaulax, 309
Neopterygii, 81, 82, 105
Neornithes, 273, 282, 285, **286**
Neoselachii, 67
Neoteleostei, 89
Neotherium, 366
Nimravinae, 364
Nodosauridae, 197
Notidanus, 57, 64
N. serrtissimus, 64
Notharctus, 334, 336, 337
Nothosauria, 147, 161, **290**
Nothosaurus, 241
N. procerus, 240
Notobatrachus, 132
Notoungulata, 304, **370**, 372
Numidotherium, 459
Nyanzachoerus, 386, 387

O

Obruchevichthys, 119, 122
Odobenidae, 366
Odontaspis, 57, 64
O. cuspidata, 64
O. elegans, 64
Odontoceti, 410, 411
Okapia, 403
Oligokiphus, 260, **261**, 262, 306
Omomyidae, 334, 335, 338
Onactornis, 290
Onychodectes, 360
Ophiderpeton, 119
Ophthalmosaurus, 144, 244, 246, 247, **248**
Ophiacodontidae, 250
Ophidia, 231, 234
Ophiomorphus, 235
Oreodon, 391
Oreodontidae, 390, 391
Oreopithecidae, 334, 341, 342, 344
Oreopithecus, **341**, 334, 344, 356
O. bambolii, 342
Ornithischia, 147, 161, 162, 180, 182, **191**, 192, 202
Ornitholestes, 270, 274
Ornithomimidae, **187**, 285
Ornithopoda, **191**, 203
Ornithorhynchidae, 315
Ornithorhynchus, 301, 307
Ornithosuchia, 162, 163, 166
Ornithosuchidae, 166
Ornithosuchus, 163, 165
Ornithothoraces, 273, **282**, 285
Ornithurae, 284, 285
Orodromaeus, 213
O. makelai, 211
Orodus, 63
Orohippus, 416, 417, 419, 421
Oromerycidae, 382, 383, **394**
Orrorin tugenensis, 347
Orthacanthus, 57, 61
Orycteropus, 413
O. afer, 412, 413
Ostariophysi, 89, 90
Osteichthyes, 34, 50, 67, 69, **70**, 73, 105
Osteoglossiformes, 76, 87
Osteoglossomorpha, 87
Osteoglossum, 87
Osteolepiformes, 76, 97, **98**, 105, 135
Osteolepis, 95, **98**, 108
Osteostraci, **40**, 42, 48
Ostracodermata (=Ostracodermi), 34, 36, 48
Otariidae, 366

Ouranosaurus, 219
Ovibos, 404, 405
Oviraptor, 186, 213, 270
Oviraptoridae, 186, 203, 285
Ovis, 384, **405**
Oxyaena, 362
Oxyaenidae, 362

P

Pachycephalosauria, 191, 198, **199**
Pachycephalosauridae, 203
Pachycephalosaurus, 198, **199**, 426
Pachypleurosaurus, 242
Pachyrachis, 235
Paenungulata, 460
Pakicetus, 408, 409
Palaeanodonta, 323, **324**, 325
Palaechton, 333
Palaeobranchiostoma, 48
Palaeodonta, 381, **382**, 383
Palaeogadus athanasiui, 91, 92
Palaeognatha, 285, 286
Palaeogyrinus, 17
Palaeolagus, 328
Palaeoloxodon, 455
P. antiquus, 452, 455, 457
P. antiquus mnaidriensis, 458
P. antiquus melitensis, 458
P. antiquus falconeri, 458
Palaeomastodon, 375, 447, **449**, 459
Palaeomerycidae, 382, 383, 399
Palaeomeryx, 399
Palaeonisciformes, 76, 77
Palaeoniscoidea, 105
Palaeoniscus, 78
P. frieslebeni, 78
Palaeoparadoxia, 440, 441
Palaeophis, 235
Palaeoreas, 405
P. lindermayeri, 404
Palaeotheriidae, 416, 422, 435
Palaeotherium, 416, 422
P. medium, 422
Palaeotis, 287
Paleothyris, 140, 141, 142, 148
Paliguana, 230, 232
Pan, 334, 344, **345**, 355, 356
Panderichthyda, 76, **135**
Panderichthydae, 98
Panderichthys, 95, 98, 99, 110
Pantodonta, 304, **377**, 378
Pantolambda, 378
Pantolesta, 304, **359**
Pantolestes, 360
Pantotheria, 300, 304, 310, **312**, 315
Papio, 334, 341
Pappotherium, 313, 314
Paracanthopterygii, 91
Paraceratherium, 433
Paradapedon, 159, 160
Parahippus, 416, 417, 420
Paramynodon, 416, 430
Paramys, 329, 330
Paramyidae, 329
Paranthropus, 334, 348, 349
P. aethiopicus, 349, 357
P. boisei, 349, 357
P. robustus, 349, 352, 357
Paranyctoides, 327
Parapithecidae, 339, 335
Parapithecoidea, 334, **339**, 340
Parapithecus, 334, **339**, 344
P. fraasi, 340
Paraplacodus, 238
Parasaurolophus, 194, 196
P. walkeri, 195
Parasuchia, 164
Parasuchus, 164, 165
Paratoceras, 395, 396
Pareiasauria, 264
Pareiasauridae, 150
Pareiasauroidea, 148, **150**
Passeriformes, 289
Patriomanis, 326
Paurodontidae, 315
Pecora, 397, 399
Pelagosaurus, 171
Pelecaniformes, 289
Peloneustes philarctus, 242
Pelycosauria, 147, **250**, 251, 263, 264
Pentalophodon, 442, **459**
P. falconeri, 452
Pentalophodontinae, 444, **452**
Peramelidae, 316
Peramuridae, 315

Perchoerus, 386, 387
Percidae, 85
Perciformes, 92
Periptychidae, 369
Perissodactyla, 304, **414**, 415, 460
Perleidiformes, 76
Petauroides, 318
Peteinosaurus, 175, 176
Petrolacosaurus, **154**, 155, 161
Petromyzon, 35, 45, 47
Petromyzontiformes, 35, 45, 46, 48
Petromyzontoidea, 48
Pharyngolepis, 35, 43, 44
Ph. nitidus, 44
Phenacodontidae, 370, 414, 415, 435
Phenacodus, 368, 369, 414, 415
Ph. primaevus, 370
Phenacolophidae, 437
Phiomia, 448, 449
Ph. osborni, 449
Phlyctaenaspis, 52
Phlebolepis, 35, 40
Phoca, 367
Phocidae, 366
Pholidophoriformes, 76, 86
Pholidophorus, 86
Pholidota, 304, 323, **326**
Phorusrhacidae, 289
Phorusrhacos (=Phororhacos), 289, 290
Phthinosuchia, 254
Phytosauria, 162, **164**, 166
Piciformes, 289
Pikaia, 33
Pilosa, 324
Pinnipedia, 304, **366**
Pisanosaurus, 191, 202
Pisces, 28, 34, 49, **50**
Pithanotharia, 366
Pithecoidea, 338
Pituriaspida, 48
Placochelys, 236, 238, 239
Placodermi, 34, 50, 67
Placodontia, 147, 161, 235, **236**, 237, 264
Placodus, 236, 238
P. gigas, 237
Plagiaulax, 309, 310
Plagiomene, 358
Plateosaurus, 187, 188
Platybelodon, **450**, 459
P. grangeri, 451
Platygonus, 387
Platypterygius, 249
Platyrrhini, 334, **338**
Platysomus, 78
Plecotus, 359
Pleisochelys, 152
Plesiadapidae, 334
Plesiadapiformes, **333**, 335, 337
Plesiadapoidea, 334
Plesiadapis, **333**, 334, 337
Plesiosauria, 147, 161, 240, **241**
Plesiosauroidea, 241
Plesiosaurus, 241, 242
Plethodontidae, 138
Pleuracanthus, 61
Pleurodira, 151, 153
Pleuronectiformes, 76, 92
Pleurosauridae, 230
Pleurosaurus, 230
P. goldfussi, 231
Pleurotremata, 58, 65
Pliohippus, 416, 417, 418, 420, 421, **422**
Pliopithecidae, 334, **341**
Pliopithecus, 334, 341, 342, 344
Pliosauroidea, 241
Pliosaurus, 243
Plotosaurus tuckeri, 233
Podokesauridae, 183
Poebrodon, 392
Poëbrotherium, 393, 394
Polyprotodonta, 316, 317
Polypteriformes, 76, **79**, 105
Polypterus, 74, **79**, 80
Pondaungia, 338
Pongidae, 334, 341, 343, 344, **345**, 356
Ponginae, 345, 355, 356
Pongo, 334, 344, **345**, 346, 355
Poraspis, 35, 37
Porolepiformes, 76, 97, 98, 99, 105
Prenocephale, 198
Primates, 304, **332**, 337, 460
Primelephas, 455, 459
Prioniodina, 45
Pristerognathidae, 256
Pristichampus, 173
Pristidae, 65
Pristiophoridae, 64
Proanura, 119

Proavis, 276
Probainognathidae, 250, 263
Probainognathus, 259, 261
Proborhyaena, 317
Proboscidea, 304, 441, 444, 447, 460
Probubalus, 405
Procamelus, 393, 394
Procaviidae, 438
Procelariiformes, 289
Procerberus, 322
Procervulus, 399
Procolophon, 149, 150
Procolophonia, 148, 264
Procolophonidae, 149, 150
Procolophonoidea, 150
Proconsul, 334, 343, 344, 345, 356, 355
P. africanus, 345
Proconsulidae, 356
Procynodictis, 364, 365
Procynosuchidae, 250, 263
Procynosuchus, 263
Procyonidae, 366
Prodinoceratidae, 379
Prodremotherium, 384
Proganochelydia, 151
Proganochelys, 151, 152, 153
Prohylobates, 334, 340
Propliopithecus, 334, 341, 342, 344, 356
Prorastomus, 439
Prosarcodon, 327
Prosauropoda, 187, 188, 203
Prosimii, 333
Protapirus, 428
Proterochersis, 151
Proterosuchia, 162
Proterotheriidae, 373
Proteutheria, 323
Protictis, 364, 365
Protobatrachus, 132
Protoceras, 395, 396
Protoceratidae, 382, 383, 394, 395
Protoceratops, 185, 200, 201, 213
Protoceratopsidae, 199
Protocetidae, 408
Protohippus, 421
Protopterus, 103, 104
Protorosauria, 147, 158
Protorosaurus, 158
Protoselachii, 57
Protosiren, 439, 440
Protosuchia, 167, 168, 169
Protosuchus, 168, 169
Prototheria, 34, 304, 305, 307
Protorothyrididae, 148, 264
Protungulatum, 369
Protylopus, 393
Prozeuglodon, 408, 409
P. atrox, 409
Pseudictops, 328
Pseudosuchia, 165
Psittaciformes, 289
Psittacosauridae, 199, 203
Psittacosaurus, 199, 213
Pteranodon, 177
Pteraspidomorpha, 34, 35, 36, 48
Pteraspis, 35, 36
P. dunensis, 37
P. rostratus, 38
Pterichthyodes, 54, 55
Pterodactyloidea, 176
Pterodactylus, 176
Pterodaustro, 176, 177
Pterolepis, 43, 44
Pterosauria, 147, 161, 162, 173, 175
Ptilocercus, 332
Ptilodus, 309, 310
Purgatorius, 333
Pycnodontiformes, 76, 84, 105
Ptychodus, 57, 64, 66
Ptyctodontida, 51
Pycnodontiformes, 84
Pyrotheria, 304, 375
Pyrotherium, 375

Q

Quetzalcoatlus, 178, 179

R

Rachitomi, 117, 119, 122
Raja, 57, 65
Ramapithecus, 334, 343, 344, 345
Rana, 119, 132, 134

Rangifer, 401
R. tarandus, 400
Rangwapithecus, 344
Rauisuchia, 162, **164**, 166
Redfieldia, 79
Redfieldiiformes, 76
Remiornis, 287
Reptilia, 34, 114, **136**, 138
Reptilomorpha, 119
Rhabdodon priscus, 225
Rhamphorhynchoidea, 176
Rhamphorynchus, 176, 177
Rheiformes, 287, **288**
Rhipidistia, 97, 99, 105
Rhinobatos, 57, 65
Rhinoceros, 416, 429, 434
R. leptorhinus, 343
Rhinocerotidae, 416, 430, **432**, 434, 435
Rhinocerotoidea, 416, 427, 428
Rhinolophus, 359
Rhombus, 92
R. stamatini, 91
Rhynchosauria, 147, 158, 159, **160**, 161, 264
Riojasaurus, 188
Rodentia, 304, **329**, 330, 460
Roundya, 45
Ruminantia, 382, 383, 390, **396**, 397
Rupicapra, 405

S

Sacabambaspis, 35, 38
Sahelanthropus tchadensis, 347
Saiga, 405
Salicaceae, 224
Salientia, 130, **132**
Salmo, 85, 86
S. salar, 89
Salmoniformes, 76, 89
Saltoposuchus, 169
Samotherium, 402
Sarcopterygii, 34, 75, 76, **93**, 105, 135
Sardinella, 85
Saurischia, 147, 161, 162, 180, **182**, 202
Saurolophus, 194
S. angustirostris, 195
Sauropleura, 131
Sauropoda, 187, **188**, 203
Sauropodomorpha, 182, **187**, 189
Sauropterygia, 147, 235, **239**, 243, 264
Scaloposauridae, 256
Scandentia, **331**, 332, 333, 460
Scaumenacia, 104
Scelidosauridae, 203
Scomber, 92
S. voitestii, 91
Scophthalmus, 92
Scutosaurus, 150
S. karpinskyi, 150
Sebecidae, 171
Sebecus, 170, 171
Segnosauria, 203
Segnosaurus, 203
S. galbinensis, 202
Seismosaurus, 190
Selenodontia, 381, 282, 383, **389**, 390
Semionotiformes, 76, 84, 105
Semionotus, 84
Semnopithecinae, 340
Serpentes, 161, **234**
Serranidae, 93
Serranus, 92
S. simionescui, 91
Seymouria, 119, **126**
S. baylorensis, 127
Seymouriamorpha, 125, **126**, 135
Sharovipteryx, 178
Siluriformes, 76, 89
Simimeryx, 397
Simioidea, 338
Sinoconodontidae, 315
Sinohippus, 416, 421
Sinostylops, 371
Sivapithecus, 334, 343, 344, 345, 346, 355
Sivatherium, 402
S. giganteum, 402
Smilodectes, 334, **336**, 337
Smilodon, 365, 366
Sinclairella, 359
Sinornis, 282
Sinosauropteryx, 280
Sirenia, 304, **438**, 460
Sordes pilosus, 179
Spalacotheriidae, 315
Spalacotherium, 311, 312

Sparidae, 85
Spathognathodus, 45
Sphenacodon, 252
S. ferocior, 252
Sphenacodontidae, 250, **252**, 263
Sphenisciformes, 289, 291
Sphenodon, 228
S. punctatum, 230, 231
Sphenodontia, 147, 161, 228, **230**
Sphenosuchia, 167, **168**
Sphenosuchus, 169
Sphingidae, 291
Spinosauridae, 183
Spinosaurus, **183**, 186, 219
Squalodon, 410, 411
Squaloidea, 63
Squalomorpha, 57, 64, 65, 67
Squalidae, 64
Squalus, 57, 64, 65
Squamata, 161, 228, 230, **231**
Squatina, 57, 64, 65
Squatinidae, 65
Stagonolepis, 164, 165
Staurikosaurus, 202
Stegoceras, 199
Stegodibelodon, 459
Stegodon, 442, **454**, 456, 459
S. ganesa, 453
S. insignis birmanicus, 453
Stegodontidae, 444, 447, **453**
Stegolophodon, 452
S. stegodontoides, 452
Stegomastodon, 449
S. texanus, 448
Stegosauria, 191, **196**, 187, 303
Stegosaurus, 196, 197
Stegotetrabelodon, 454, 455, 459
Stegotetrabelodontinae, 444, 454
Stenonychosaurus, 216
Stereospondyli, 117, 119, 122, **123**, 135
Steropodon, 307
Stethacanthus, 57, **59**, 60
Stomiiformes, 76
Strepsirhini, 333
Strigiformes, 289
Struthiomimus, 184, 187
Struthio, 288
Struthioniformes, 287, **288**
Stylinodon, 360, 361
Stylohipparion, 416, 421
Styracosaurus, 200, 201
Styxosaurus, 242
Subhyracodon, 416, 432
Suidae, 382, 383, **387**
Suiformes, 381, 382, 383, **385**, 386
Suoidea, 382, 385, **387**
Sus, 387
Supersaurus, 190
Symmetrodonta, 300, 304, 310, **311**, 312, 315
Symmoriida, 57, 58, **59**, 67
Synapsida, 34, 147, **249**, 264
Synauchenia, 52
Syndyoceras, 395, 396
Syngnathidae, 93
Syngnathiformes, 76, 92
Syngnathus, 92
S. incompletus, 91
Syntarsus, 213
Synthetoceras, 395, 396

T

Tachyglossus, 307
Taeniodonta, 304
Taeniolabis, 309
Talpidae, 327
Tanystropheus, 158
Tanytrachelus, 159
Tapinocephalia, 263
Tapiridae, 416, 427, **428**, 435
Tapiroidea, 416, **427**, 428
Tapirus, 416, 428
T. indicus, 428
T. terrestris, 428
Tarbosaurus, 270
Tarsiidae, 334, 336
Tarsiiformes, 333, 334, **336**, 337
Tarsioidea, 334, 335
Tarsius, 334, 336, 337
Taxodium, 224
Tayassu, 387
Tayassuidae, 382, 383, 386, **387**
Technosaurus, 191, 202
Teleoceras, 416, **433**
Teleosauridae, 171

Teleosaurus, 170, 171
Teleostei, 71, 85, 86, 105
Teleostomi, 67, 69, 105, 106
Telicomys, 330
Telmatosaurus, 221
T. transylvanicus, 221
Temnospondyli, 119, **122**, 135
Teratornithidae, 289, 291
Terrestrisuchus, 169
Testudinata, 150
Tetanurae, 183
Tethytheria, 460
Tetonius, 334, 336, 337
Tetrabelodon, 449, 459
Tetraclaenodon, 369, 414, 415
Tetralophodon longirostris, 450, 451
Tetralophodontinae, 444, **450**, 451
Tetraodontiformes, 76
Tetrapoda, 34, 49, 105, 106
Thallatosauria, 147, 156, 157
Thaumatosaurus, 241, 242
Thecodontia, 147, 161, **162**, 203
Thelodonti, 35, 39
Thelodus, 35, 39, 40
Theosodon, 373, 374
Therapsida, 145, 147, 250, **253**, 263, 264
Theria, 34, 304, 305, **310**, 311, 315
Therizinosauria, 203
Therizinosauridae, 183
Therocephalia, 250, 253, 263
Theropoda, **182**, 183, 203
Thomashuxleya, 371, 372
Thrinaxodon, 259, 262
Thrinaxodontidae, 250, 263
Thuya, 224
Thylacidae, 317
Thylacynus, 317, 318
T. cynocephalus, 317
Thylacoleo, 317
T. carnifex, 318
Thylacoleonidae, 317
Thylacosmilidae, 317
Thylacosmilus, 317, 318
Thymallus, 83
Thyreophora, 202
Ticinosuchus, 164, 165
Tillodonta, 304, 377
Tinamiformes, 286, **287**
Titanis, 291
Titanoides, 378, 379
Titanophoenus, 263
Titanotherium, 424
Toatherium, 373
T. minusculum, 374
Toxodon, 371, 372
Toxodontidae, 371
Tragocerus, 405
T. amaltheus, 404
T. leskewitschi, 405
Tragulidae, 382, 383, 397, **399**
Traguloidea, 382, 383, 390, **397**, 398
Traversodontidae, 256, 263
Trematosauroidea, 135
Trematosaurus, 119, 123
Triadobatrachidae, 135
Triadobatrachus, 119, **132**, 133, 134, 135
Triassochelys, 151
Triceratops, **200**, 207
T. flabellatus, 201
T. prorsus, 201
Triconodon, 305, 306, 307
Triconodonta, 299, 304, **305**, 306
Triconodontidae, 315
Trichechus, 439
Trichosaurus, 318
Trilophodon, 442, 444, 448, **449**
Trilophosauria, 147, 158, **160**, 264
Trilophosaurus, 160
Trioracodon, 305, 306
Triplopus, 436
Tritheledontidae, 250, 262, 263
Trituberculata, 304, 310
Tritylodon, 261
Tritylodontidae, 256, 260, **261**, 163
Trogosus, 377
Troödon, 220
Tubulidentata, 304, **412**, 413, 460
Tuditanus, 119, **130**, 131
Tulerpeton, 110, 135
Tupaia, 331
Tupaiidae, 321
Tylocephalonyx, 416, 426
Tylopoda, 382, 383, **390**, 391, 394
Tylosaurus, 232, 233
T. dyspelor, 233
Typotheriidae, 379
Typotherium, 371, 372
Tyrannosauridae, **185**, 203

Tyrannosaurus, 180, 185, 186

U

Uintatheriidae, 379
Uintatherium, 380
Ulemosaurus, 263
Ultrasaurus, 190
Undina, 101
U. penicillata, 100
Ungulata, 460
Urochordata, 10
Urocordylus, 130
U. scalaris, 131
Urodela, 117, 132, 135
Ursavus, 366
Ursus spelaeus, 365, 366
Ursidae, 366
Utatsusaurus, 246

V

Varanoidea, 232
Varanopsidae, 250
Varanosaurus, 252
V. acutirostris, 251
Varanus, 232
Velociraptor, 184, 185, 277, 281
Venjukovia, 263
Venjukovioidea, 263
Ventastega, 119, 122
Vertebrata, 10, 11, 46
Vespertilio, 359
Victoriapithecus, 334, 340
Viverravidae, 363
Viverridae, 364

X

Xenacanthida, 57, 58, 60, 61, 67
Xenacanthus, 57, 61
Xenarthra, 323
Xenungulata, 304, 375
Xiphodon, 384, 395, 396
Xiphodontidae, 382, 383, 394, 395

Y

Youngina, 229, 243
Y. capensis, 229
Younginidae, 229
Youngolepis, 103
Yunnanozoon, 33

W

Westlothiana, 140
Wootersia, 310

Z

Zaglossus, 307
Zalambdalestes, 321, 322, 327, 328
Zygolophodon, 453, 459
Zygorhiza, 410

BCU SISCENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

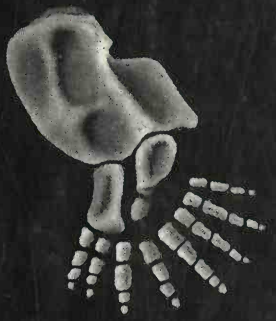
TIPARUL EXECUTAT LA
IMPRIMERIA EDITURII UNIVERSITĂȚII
„ALEXANDRU IOAN CUZA" DIN IAȘI
700511 Iași, Păcurari 9, tel./fax 0232 314947
Format: 70×100/16
Coli tipo: 30,25
Apărut: 2004
Comanda: 76

BCU IAȘI/CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

B.C.U. „M. EMINESCU" IAŞI

BCU IASI/CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

BCU IASI/CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY



membru anterior de *Acanthostega*
unul dintre primele tetrapode

ISBN 973-8243-56-4
973-703-006-0